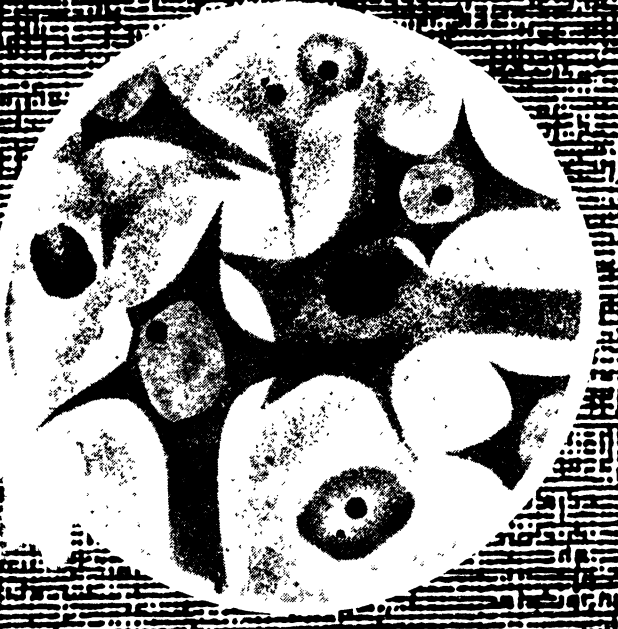
ЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЛЕКЦИЙ ПО ГИСТОЛОГИИ

М. Я. СУББОТИН



МИНИСТЕРСТВО
ЗДРАВООХРАНЕНИЯ СССР
НОВОСИБИРСКИЙ
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
МЕДИЦИНСКИЙ ИНСТИТУТ

СИБИРСКИЙ ФИЛИАЛ АМН СССР
ИНСТИТУТ КЛИНИЧЕСКОЙ
И ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ
МЕДИЦИНЫ

Новосибирск 1974 г.

Профессор
М. Я. СУББОТИН

ЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЛЕКЦИЙ ПО ГИСТОЛОГИИ

Методическая разработка по курсу «гистология» для слушателей факультетов повышения квалификации преподавателей медицинских вузов

Публикуемые материалы представляют собой методические разработки для построения основных разделов курса «Гистология» в медицинских вузах по общей гистологии и микроскопической анатомии. Приводятся общие методические указания, относящиеся ко всем разделам курса, и даются конкретные методические подходы, которые используются для построения некоторых лекций по общей и частной гистологии. Общие рекомендации для этих разделов учебного курса иллюстрированы методическими разработками для одной лекции по общей гистологии (мышечные ткани) и для трех по микроскопической анатомии (печень, органы чувств, внезародышевые органы). Методические разработки рекомендуются для морфологов — слушателей факультета усовершенствования преподавателей медицинских вузов.

Методическая разработка одобрена редакционно-издательским советом Новосибирского медицинского института.

ОБЩИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ

Лекция в принципе не отличается от диссертации. Она должна включать вводную часть, которая пояснила бы слушателю, о чем пойдет речь, изложение фактического материала и его обсуждение с научных позиций лектора. Разумеется, это общая схема, которая при чтении лекции, чаще всего, выдерживается при изложении ее отдельных разделов. Здесь мы попытались оценить различные подходы к чтению лекций под таким углом зрения.

Вводная часть любой лекции, о чем бы ни шла речь, призвана выполнить две задачи:

1. Довести до сознания слушателей основную мысль.

2. Привлечь их внимание к фактическому, иногда скучному и мало интересному, с точки зрения начинающего студента, материалу. Надо принять во внимание к тому же, что материал слушателям незнаком; это само по себе заставляет лектора прибегать порою к рискованным, с научной точки зрения, но педагогически оправданным приемам. Вот два примера.

Известный русский адвокат А. Ф. Кони в своих рекомендациях лекторам писал[1]:

«Надо говорить о Каллигуле, римском императоре. Если лектор начнет с того, что Каллигула был сыном Германика и Агрипины, что родился в таком-то году, унаследовал такие-то черты характера, так-то и там-то жил и воспитывался, то... внимание вряд ли будет зацеплено. Почему? Потому, что в этих сведениях нет ничего необычного, и, пожалуй, интересного для того, чтобы завоевать внимание. Давать этот материал все равно придется, **но не сразу надо давать его, а только тогда, когда уже привлечено внимание присутствующих, когда оно из рассеянного станет сосредоточенным.** Стоять можно на подготовленной почве, а не на первой попавшейся, случайной! Это — закон. Первые слова и имеют эту цель: привести собравшихся в состояние внимания... Можно начать так: «В детстве я любил читать сказки. И из всех сказок на меня особенно сильно влияла одна (пауза): сказка о людоеде, пожира-

[1] Кони А. Ф. Советы лекторам. Избранные произведения. М., 1956. стр. 112.

теле детей. Мне, маленькому, было крайне жалко тех ребят, которых великан-людоед резал, как поросят, огромным ножом и бросал в большой дымящийся котел. Я боялся этого людоеда, и когда темнело в комнате, думал, как бы не попасться к нему на обед. Когда же я вырос и кое-что узнал, то... далее следуют переходные слова (очень важные) к Каллигуле и затем речь по существу. Скажут: причем тут людоед? А при том, что людоед — в сказке и Каллигула — в жизни — братья по жестокости.

Надо говорить о Ломоносове. Во вступлении можно нарисовать (кратко, непременно кратко, но сильно!) картину бегства в Москву мальчика-ребенка, а потом: ...прошло много лет. В Петербурге, в одном из старинных домов времен Петра Великого, в кабинете, уставленном физическими приборами и заваленном книгами, чертежами и рукописями, стоял у стола человек в белом парике и придворном мундире и объяснял Екатерине II новые опыты по электричеству. Человек этот был тот самый мальчик, который когда-то бежал из родного дома темной ночью.

Внимание непременно будет завоевано, а дальше можно вести речь о Ломоносове по существу: поэт, физик, химик...».

В определенных случаях можно вернуться в конце лекции к тем общим положениям, которые в такой занимательной форме были высказаны во вступлении. В этом отношении очень иллюстративна ссылка на известную круниансную лекцию К. А. Тимирязева, читанную им в Британском Королевском обществе. Надо иметь в виду, что Тимирязев читал лекции в Англии и соответственно обратился именно к примеру из английской литературы, знакомой любой аудитории. Необходимо учитывать также, что читал он в Королевском обществе, на которое в свое время было направлено острие сатиры великого английского писателя, с имени которого он начал свою лекцию о хлорофилле. Вот начало лекции[1]:

«Когда Гулливер в первый раз осматривал академию в Лагадо, ему прежде всего бросился в глаза человек сухопарого вида, сидевший, уставив глаза на огурец, запаянный в стеклянном сосуде. На вопрос Гулливера диковинный человек пояснил ему, что вот уже восемь лет, как он погружен в созерцание этого предмета, в надежде разрешить задачу улавливания солнечных лучей и их дальнейшего применения.

Для первого знакомства я должен признаться, что перед Вами именно такой чудак. Более тридцати пяти лет провел я, уставившись если не на зеленый огурец, закупоренный в стеклянную посудину, то на нечто вполне равнозначащее — на зеленый лист в стеклянной трубке, ломая себе голову над разрешением вопроса о запасении впрок солнечных лучей».

---

[1] Тимирязев К. А. Избранные сочинения, т. I. М., 1948, стр. 309—367.

Далее следует изложение весьма сложного для того времени фактического материала, который Тимирязев обязан был подать на соответствующем научном уровне. Он сделал это и в заключение вернулся к примеру, с которого была начата лекция. Вот его заключительные слова:

«Не гадал Джонатан Свифт, когда строчил ядовитую сатиру на Королевское общество, что то, что ему представлялось очевидным бредом сумасшедшего, оказалось пророческим откровением бессмертного гения Ньютона».

Даже тот из английских академиков, которому в научном смысле чужды проблемы фотосинтеза, наверняка, заинтересовался лекцией Тимирязева и потом, на досуге, попытался понять его идеи и оценить представленный фактический материал.

Общий принцип, о котором идет речь, применим при чтении лекции на любую тему. Лекция, скажем, посвящена общей эмбриологии человека. Учитывая специальные интересы аудитории, ее следует читать, по-видимому, с позиции теории о критических периодах развития. Я не считаю, что это лучший подход, возможны, разумеется, и другие (например, эволюционный) — каждый решает этот вопрос с точки зрения научных интересов своей школы и своих собственных. Такую лекцию можно было бы начать следующим вступлением:

В 1941 году английский врач Норманн Грегг, во время эпидемии вирусного заболевания краснухи в Австралии, обратил внимание на своеобразные временные особенности поражения эмбриона. Если мать заболевала краснухой на такой-то неделе беременности, то родившийся затем ребенок был здоров, если еще через две недели — тоже, но если болезнь настигала беременную женщину в промежутке между этими двумя сроками, то рождался во всех отношениях здоровый ребенок, — кроме одного — у него было стойкое поражение глаз (или другого органа — все зависит от того, на что лектор в будущем хочет обратить особое внимание). Теперь уже любой слушатель пожелает узнать, с чем связано это странное явление. Далее легко дается, а слушателями легко усваивается, материал об определенных периодах — бластогенезе, имплантации, органогенезах и др., с которыми связаны степень, тяжесть и особенности эмбриопатологии.

По отношению к общей гистологии можно указать, например, на принцип параллелизмов А. А. Заварзина, из которого лектор для каждой лекции может извлечь столько увлекательных примеров, сколько хватит для изложения этой части нашей дисциплины не только на биологических факультетах университетов, но и в мединститутах.

Фактический материал на лекции должен излагаться в ограниченном объеме. Мне представляется, что лекция не столько

место для передачи информации, сколько передачи основной мысли, идеи. В этом смысле сообщение фактического материала должно занимать подчиненное положение. При изложении, например, материалов, относящихся к морфологии плаценты человека, основная задача познакомить слушателей с гистологическими аспектами обеспечения плацентарной трофики и предупреждения иммунологического конфликта. Глубокой ошибкой лектора будет, например, в этом случае, подробное изложение электронномикроскопической характеристики клеток Кащенко-Гофбауэра, хотя студентам и надо это знать. Внимание следует привлекать к тем клеточным и экстрацеллюлярным структурам, которые помогут слушателю понять основную идею. В частности, это относится к хориальному симпласту и фибриноиду. О цитотрофобласте (исключая, разумеется, периферический цитотрофобласт) или о соединительнотканной строме ворсин, их гистологии или гистохимии, в данной ситуации лучше говорить вскользь. Имея общую идею, иными словами, общий подход к частной проблеме, студент под заданным лектором углом зрения оценит материал учебника и практических занятий. Дело даже не только в этом; фактический материал будет теперь осваиваться на основе общих представлений, полученных на лекциях.

Лекция, представляющая собой простое переложение фактического материала — результат стремления дать студенту, хотя бы в сжатом виде все, что ему необходимо знать по данному разделу — практически мало чем ему поможет. Разумеется, слушатель получит возможность записать некоторые сведения по всем вопросам, которые ему необходимо знать по данному разделу, а потом по конспекту лекции готовиться к занятиям и экзаменам. Очевидно, однако, что студент с успехом может законспектировать соответствующую главу из учебника, и, по понятным причинам, такой конспект будет, наверняка, лучше, чем запись материала, воспринятого на слух. Скажу больше, конспектируя учебник и дополняя конспект данными, почерпнутыми из указанной преподавателем литературы, студент, наверняка, получит больше информации, чем на лекции, представляющей собой одно только изложение обширного фактического материала.

В этой связи следует решать вопрос и о том, как надо читать лекции — по заготовленному тексту или без него. Убежден, что лекция-импровизация, где лектор, полностью владеющий фактическим материалом, подаст его так, как может понять аудитория. А такое понимание может изменяться в течение буквально, минут. Самое страшное, что может быть для лектора — это отрыв от аудитории, ее непонимание. Внимание лектора должно быть приковано к аудитории, а не к тексту лекции. Уловить реакцию слушателей, их понимание излагаемого материала — вот на-

иболее трудная и сложная задача. Ясно, что решить такую задачу лектор, прикованный к тексту, не в состоянии.

Мне представляется оптимальным читать без всяких записей или с очень кратким перечнем вопросов (памятная записка), которые необходимо в лекции осветить. Такая записка дисциплинирует лектора и не дает ему увлечься изложением какого-либо одного вопроса в ущерб другим. Она должна включать и перечень идей, который нужно довести до слушателя. А способ изложения этих идей, фактический материал, который необходимо привести в их подтверждение, будут решаться в зависимости от реакции аудитории. При такой постановке вопроса основной фактический материал, особенно последних исследований, результаты которых не вошли еще в учебники, неизбежно будет использован. Разумеется, речь не идет о цифровом или другом материале, который лектор желает привести в качестве доказательства своих положений и который удержать в памяти невозможно. Попутно замечу, что и требовать от студента знания такого материала, конечно, нельзя. Легко представить себе какое удручающее впечатление производит на студента требование экзаменатора назвать цифры и формулы, которые сам он, читая лекцию, писал на доске, пользуясь памятной запиской! Такое случается, и мне хотелось предупредить преподавателей, начинающих читать лекции, от столь пагубных ошибок.

Зачитывание заранее подготовленного текста лекции ошибочно и в чисто техническом отношении. Представьте себе, что вы читаете книгу и какая-то часть текста вам не ясна. Естественно, вы обратитесь к ранее прочитанному разделу, который, возможно, не остановил на себе вашего внимания. Прочитав и продумав эту часть, вы вернетесь теперь к разделу, который не очень был понят, и в большинстве случаев поймете мысль автора. Возможно ли сделать что-либо подобное, слушая лекцию, представляющую собой по существу чтение вслух заранее заготовленного текста? Разумеется, нет. Именно поэтому лектор должен излагать материал иначе. Он обязан возвращаться многократно к ранее изложенному материалу, и от его искусства зависит понять, к чему следует, а к чему не следует возвращаться.

Не будет ошибкой сказать, что издевательством над читателем будет преподнесение ему в учебнике такого, скажем, текста:

«Когда речь шла о соединительной ткани, мы говорили о том, что в ее составе имеются различные клетки (следует перечисление основных клеточных форм) ...припоминаете? ...и различные волокна (перечисление). Говорили мы и о том, что состав клеток и волокон не постоянен... в различных органах он различен. Тучных клеток или эластических волокон может и не быть. Так вот соединительная ткань пульпы зуба имеет свои очень характерные осо-

бенности. Одну — это вы уже наверняка заметили... взгляните на таблицу... ведь здесь нет эластических волокон. Оно и понятно. Ведь этой соединительной ткани вовсе не нужно обеспечивать возвращение органа в прежнее состояние после устранения силы, вызвавшей ее растяжение. Она.., как бы это сказать.., попросту не растягивается. Зуб ведь не растягивается!

Есть, однако, и такие особенности соединительной ткани пульпы, которые резко отличают ее от соединительной ткани любого другого органа. Именно любого другого, и эти особенности, связанные в общем-то с эволюционным ходом развития самого органа, вместе с тем, имеют для нас, как медиков, принципиальное значение. Нуте-ка вспомним сейчас, что представляет собой воспалительная реакция соединительной ткани... мы же занимались этим в прошлом семестре. Вы помните, что воспалительная реакция морфологически (повторяю — только морфологически) проходит три фазы. Первая — лейкоцитарная. При попадании, скажем, инородного тела (рисунок на доске, соответственно, пауза)... в соединительную ткань кожи вокруг него организуется лейкоцитарный вал. Находящиеся здесь нервные окончания, конечно, подвергаются воздействию (рисунок на доске, изображающий нервные окончания), прежде всего самого инородного тела. В этом случае клинической реакцией будет боль. Но вот наступает вторая фаза... (вспомните!)... фаза макрофагическая — на поле боя теперь появляются макрофаги местного происхождения и гематогенные, возникающие из моноцитов (рисунок на доске). Впрочем, все это вам знакомо... не нужно записывать... ведь это же все мы изучали раньше... зачем писать? — Уже записано! Боль однако продолжается, но... всему наступает конец — появляются где-то на 7—8 сутки фибробласты, активно продуцирующие коллагеновые волокна. Полагаю... полагаю, что на этом в общем-то и заканчивается воспалительная реакция. Теперь такое инородное тело может здесь лежать до конца жизни... пожалуй, особых бед своему владельцу оно и не причинит... оно может лежать здесь до конца жизни.

Иначе протекает воспалительная реакция в соединительной ткани пульпы. Тут дело обстоит совсем не так. Попробуйте-ка представить себе попадание какого-нибудь инородного тела в пульпу зуба. В самом деле, что произойдет с собакой, в зуб которой... (в любой собачий зуб) посредством бормашины будет вставлено инородное тело? Ответ на это дал профессор Владимир Григорьевич Елисеев,— известный советский гистолог и мой учитель. Он произвел следующий эксперимент. Собаке с помощью обычной.., к несчастью, многим из нас знакомой, бормашины, в зубную мякоть вводилось инородное тело. Да.., только под наркозом и можно делать такие операции собаке. Конечно, очнувшись после наркоза, собака испытывает боль. Недельку она, может быть, и потер-

пела, но... идут седьмые сутки.., восьмые.., десятые.., двенадцатые — коллагеновая капсула не образуется и боль не утихает. Больше животное не выдерживает — чудовищная, ни с чем не сравнимая боль сотрясает тело животного... Собака хватает пастью камень и вместе с куском челюсти выламывает больной зуб!

Раньше мы говорили о том, что это связано с некоторыми эволюционными особенностями. Но оставим..., пока оставим сейчас в стороне эволюционный аспект дела. Мы получили ответ на вопрос и.., между прочим, очень сложный вопрос, почему зубная боль в большинстве случаев ни с чем не сравнима и иногда вынуждает врача идти на уничтожение пульпы зуба. Другого выхода нет. Ну, а эволюционный аспект? Думаю, что лучше профессора Елисеева никто не мог бы объяснить эту особенность соединительной ткани пульпы зуба.., попав в процессе эволюции под броню твердых тканей, она утратила способность к образованию плотных, отграничивающих ее от среды обитания, элементов. Это не совсем так... способность к коллагеногенезу утрачена не совсем, но... и это-то совершенно очевидно... ослаблена».

Это — часть необработанной стенограммы лекции, педагогическая эффективность которой не вызывает сомнений. Действительно, последующая проверка показала, что особенности соединительной ткани, образующей пульпу зуба, студенты твердо усваивают и не забывают до конца обучения в институте. Этот пример я позаимствовал у своего учителя профессора Елисеева В. Г., который не раз говорил о его очень сильном впечатляющем эффекте. Однако никому в голову не придет включить подобный текст в научную статью или учебник. Там подобное изложение будет, по меньшей мере, неуместным. В любом печатном издании постановка этого эксперимента и его результаты были бы изложены примерно следующим образом:

«В курсе общей гистологии было показано, что воспалительная реакция соединительной ткани проходит три фазы: лейкоцитарную, макрофагическую, фибробластическую. На 7—8-е сутки инородное тело, вызвавшее воспаление, оказывается отделенным от окружающих тканей плотной коллагеновой капсулой. Соответственно клинические проявления, прежде всего боль, с момента инкапсуляции стихают, так как спадает отек и инородное тело изолируется от нервных окончаний. Особенность соединительной ткани, образующей пульпу зуба, заключается в том, что она утратила или почти утратила способность к образованию коллагеновой капсулы или, по крайней мере, фибробластическая реакция резко заторможена. Этим объясняются, в известной мере, и клинические особенности воспаления соединительной ткани зуба, вынуждающие часто врача идти на умерщвление пульпы. Это может быть продемонстрировано экспериментами В. Г. Елисеева и его учени-

ков с введением инородного тела в пульпу зуба собаки. Гистологический анализ показал, что образование капсулы не происходит даже на двенадцатые сутки. Клинически это проявляется в стремлении животного с помощью камня или другого предмета выломать больной зуб».

Легко представить себе как прозвучало бы для аудитории чтение такого текста на лекции.

Заранее подготовленный текст неизбежно обрекает лектора на такую форму изложения, которая, независимо от его возможностей и желания, сделает предмет малоинтересным, а, в силу отсутствия необходимых на лекции повторений, не всегда понятным аудитории.

По отношению к курсу гистологии весьма сложным является вопрос о взаимоотношении лекционного курса и практических занятий. Альтернативы:

1. Курс лекций предваряет практические занятия.

2. Практические занятия по данной теме предшествуют соответствующей лекции. Легко заметить недостатки и преимущества каждого из этих приемов.

В первом случае безусловным достоинством является подготовленность студентов к усвоению фактического материала, преподносимого на практических занятиях. Однако при этом значительно усложняется основная задача лектора — изложение современной оценки проблемы в общетеоретическом плане и собственных взглядов на ее состояние и перспективы развития. Конечно, из этого положения опытный лектор найдет выход, но все же ущерб основной задачи лекции будет причинен.

Во втором случае полезным оказывается подготовленность студента к восприятию теоретических обобщений. Это очень ценно, но надо иметь в виду, что фактический материал, без определенной системы преподнесенный на практических занятиях, может иногда не облегчить, а, напротив, осложнить задачу лектора. Все же такой подход имеет свои положительные стороны, в частности, возможность лектора оперировать уже известными слушателям фактическими данными.

По-видимому, вопрос этот должен решаться неодинаково по отношению к различным отделам курса гистологии. В курсе общей гистологии лучше всего сначала прочитать лекцию, которая поясним студенту определенные общебиологические посылки, а потом подкрепить их на практических занятиях фактическим материалом. В медицинских институтах материал общей гистологии нужен, главным образом, для усвоения микроскопической анатомии, и его освоение, безусловно, занимает подчиненное положение. При изучении микроскопической анатомии, возможно, лучше дать предварительно фактологическую часть и, опираясь на нее, дать себе

возможность обсуждать на лекции такие вопросы, например, как особенности межтканевых взаимоотношений, вопросы, связанные с трансламинарной патологией и т. п.

Иными словами: при чтении курса общей гистологии выгоднее использовать эволюционный или гистофизиологический подходы; при чтении курса микроскопической анатомии — описательный. Хотелось бы подчеркнуть, что изложенная точка зрения является одной из многих и может быть рекомендована как одна из основных методических посылок. Опыт, которым я располагаю, заставляет меня считать такое взаимоотношение лекций и практических занятий наиболее приемлемым.

В этой связи необходимо коснуться вопроса об иллюстрации лекционного материала. Совершенно необходимо оснастить лекцию таблицами и диапозитивами. Они помогут слушателю усвоить и понять особенности структур, о которых идет речь. Но ни то, ни другое не заменит доски и мела. Дело в том, что для большинства слушателей усвоение материала связано с зарисовкой тех схематических изображений, которые лектор (пусть даже весьма примитивно) рисует на доске. Студент успевает не только зарисовать, но и осмыслить комментарии, которые даются лектором по поводу какой-либо детали рисунка. При демонстрации диапозитива и таблицы это сделать психологически невозможно. Тем не менее, даже использование всех художественных возможностей лектора и всех технических современных средств передачи информации не заменит живого слова, с помощью которого лектор пытается довести до студента общую или частную мысль лекции. В трудных для понимания случаях надо искать примеры, которые в доступной, а лучше в увлекательной форме, помогли бы понять и запомнить основную мысль. Допустим, что речь идет о так называемом тигроидном веществе нервных клеток. В самом деле, эта субстанция напоминает что-то подобное пятнистой шкуре хищного животного. Но ведь тигр вовсе не пятнистый, а полосатый и вскользь сказанная фраза о том, что уж лучше было бы субстанцию Ниссля называть не тигроид, а леопардоид надолго сохранит в памяти слушателя представление об этой метаплазматической структуре нервных клеток. Иллюстрируя лекцию подобными примерами, надо еще учитывать и их действие на аудиторию. Дело в том, что слушатель неизбежно будет думать об этой части лекции в то время, когда лектор перейдет к следующему ее разделу. Когда я читал упомянутые выше материалы об особенностях реакции на инородное тело пульпы зуба, мой аспирант, присутствовавший на лекции, заметил, что слушатели все еще думали о реакции подопытной собаки, в то время когда я уже говорил об особенностях шарпеевских волокон цемента. Столь впечатляющие примеры требуют, как он правильно заметил, от лектора каких-то заключитель-

ных, переходных слов для того, чтобы дать время слушателям перестроиться и с полным вниманием воспринимать материал, относящийся к новому разделу лекции.

Курс гистологии, как, впрочем, и любой другой курс, может быть читан под определенным углом зрения. Это полностью определяется научными интересами лектора. Вряд ли можно подходить в наше время к этому вопросу с чисто описательных позиций. Я попытался выше показать бесперспективность подхода, основанного на изложении (пусть даже очень квалифицированном) одних только морфологических сведений. Мыслимы следующие варианты построения лекционного курса.

1. **Генетический** подход предполагает изложение материала с учетом онтогенеза и исторического развития. Акцент делается на те морфологические особенности объекта, которые филогенетически обусловлены. Если, например, речь идет о соединительной ткани, то изложению фактического материала, относящегося к позвоночным животным, должна предшествовать характеристика тканей внутренней среды примитивных вторичноротых. Замечу кстати, что характеристика (особенно с последующей демонстрацией) археоцита очень помогает закрепить в памяти слушателя представление о потенциях молодых клеток соединительной ткани. Очень полезна в этом случае демонстрация на лекции схемы, составленной А. А. Брауном и В. П. Михайловым[1]. Весь курс общей гистологии излагается с позиций теории параллелизмов А. А. Заварзина. В курсе микроскопической анатомии такой подход, учитывая специфику медицинских институтов, заставляет прежде всего обратиться к эмбриогенезу с учетом, разумеется, фактора филогенетической обусловленности. Так, при характеристике зобной железы (или всей тимико-лимфатической системы), говоря о раннем ее становлении, необходимо сказать о происхождении железы из 3-й пары жаберных карманов. Это дает возможность позднее обосновать ее ведущую роль в обеспечении иммуно-структурного гомеостаза. Сравнительная характеристика тимуса позвоночных сама по себе является настолько увлекательной, что может приковать внимание слушателей как к гормональной, так и к лимфатической системе.

2. **Гистофизиологический** подход — характеристика микроскопических структур в функциональном аспекте. По отношению к соединительной ткани это прежде всего определение морфологических параметров трофической и механической функций. В этом случае подробно дается гистохимия основного вещества, особенности проницаемости его, выражаемые с помощью доступных морфологических методов. По существу, речь идет о термодинамиче-

[1] Бирюков Д. А., Михайлов В. П. Эволюционно-морфологические и физиологические основы развития советской медицины. Л., 1967, стр. 38—39.

ской характеристике данной биологической системы. Здесь можно специально остановиться на спорном вопросе о функции тучных клеток (гепарин? гистамин?), иммунологическом значении плазматических клеток и т. д. Для характеристики механической функции соединительной ткани, помимо широко известных данных об архитектонике волокнистых структур, много могут дать данные электронной микроскопии и рентгено-структурного анализа. Нет особой необходимости характеризовать гистофизиологический подход при изложении курса микроскопической анатомии. По отношению к той же зобной железе это означает разбор взаимоотношений тимоцитов и лимфоцитов, возможную роль тех и других в обеспечении иммунологической защиты. Это означает также морфологический экскурс в область возможных источников инкреторной функции железы. Гистофизиологический аспект открывает для лектора широкие возможности использования примеров из области патологии. Вряд ли можно представить себе другие аспекты изложения курса гистологии, которые позволяли бы в столь большом объеме привлекать данные патологической анатомии.

В последние 10—15 лет были попытки читать этот курс в связи с нейрогормональной регуляцией жизнедеятельности изучаемых структур. Сама идея не вызывает, конечно, каких-либо сомнений. Следует иметь в виду, однако, два обстоятельства. Первое — слушатели еще не имеют понятий о морфологии и особенно физиологии этих систем информации, и попытки подробно излагать особенности иннервации тех или иных органов и тканей будут в значительной мере беспочвенными. Второе — такой подход к делу таит в себе опасность уклониться в область физиологии, в которой гистолог достаточно квалифицированно разобраться не может.

Не может быть и речи, конечно, об исключительном отношении к чтению курса с тех или иных позиций. Это неизбежно привело бы к уродливым искажениям преподавания предмета. Однако общая направленность должна сохраниться. Она обусловливается принадлежностью лектора к одной из школ отечественной гистологии: А. А. Заварзина, А. И. Бабухина, А. А. Максимова, А. Г. Гурвича, В. Г. Елисеева.

ВВОДНАЯ ЛЕКЦИЯ

Перед лектором стоят четыре задачи:

1. Определение и содержание предмета.
2. Краткая история вопроса.
3. Методы, которыми пользуется наука.
4. Основные направления науки.

Наиболее сложным, как это ни странно, является вопрос о том, как определить само понятие «гистология» как учебного курса (с учетом того, что в него входят все разделы), и его задачах. Очевидно, студенту, который только начинает изучать предмет, буквальный перевод названия на русский язык решительно ничего не дает Сделав это, пришлось бы сразу давать понятие об иерархии биологических систем организма, что явно преждевременно. Не удивительно поэтому, что до сих пор в учебниках по гистологии этот вопрос авторами решается по-разному. Приведу несколько примеров.

Вот как дает определение предмета А. А. Заварзин (1938): «Курс гистологии многими разделяется на три части: цитология, общая гистология и микроскопическая анатомия»[1]. А. А. Заварзин в своем учебнике указывал на формальный подход такого разделения, который низводит предмет до дисциплины служебного характера, углубляющей анатомические исследования за пределы видимости невооруженным глазом. Излагая далее основы клеточной теории, А. А. Заварзин определял предмет, как не только изучающий структуру, но и закономерности ее развития и функцию. Такая постановка вопроса в начале курса очень ценна, но предполагает все же, что читатель знаком, хотя бы в общих чертах, с упомянутой выше иерархией[2].

С. И. Щелкунов (1954) определяет гистологию как науку о тканях, из которых состоят многоклеточные организмы[3]. Примерно

---

[1] Заварзин А. А. Курс гистологии и микроскопической анатомии. Л., 1938, стр. 7.

[2] Надо заметить, что в руководстве, само название которого свидетельствует о том, что оно посвящено двум разделам — гистологии и микроскопической анатомии, такой ввод в известной степени оправдан, но для первых вступительных слов в лекции по учебному курсу «Гистология» вряд ли пригоден.

[3] Заварзин А. А. и Щелкунов С. И. Руководство по гистологии. Л., 1954.

также содержание предмета характеризуется в руководстве Ф. Штёра и В. Меллендорфа[1].

В. Г. Елисеев[2] характеризовал гистологию как науку «о развитии, строении и жизнедеятельности тканей животных организмов».

Все эти определения, разумеется, не вызывают каких-либо сомнений, но опять-таки не дают общего представления о предмете учебного курса «Гистология». Не удивительно поэтому, что авторы очень многих учебников вообще предпочитают излагать фактический материал курса, не давая ему общего определения. Так поступили в 1895 г. А. А. Бем и М. М. Давыдов[3], повторившие педагогический прием своего учителя профессора Мюнхенского университета К. Купфера, так в настоящее время поступает Р. Грипп[4] и другие.

Наиболее правильно начать вводную лекцию со следующего определения: **«Гистология — наука, изучающая микроскопическое строение животных и человека»**[5]. Такое определение рассчитано на неподготовленного слушателя, каковым собственно и является начинающий студент. Более точная характеристика содержания предмета будет дана позже, когда студенты получат представление об иерархии гистологических систем.

Теперь перед лектором стоит задача познакомить слушателей с историей науки, методами, которыми она пользуется, ее основными разделами и направлениями.

Можно, конечно, и излагать последовательно эти вопросы. Однако это не лучший способ. Правильнее дать понятие о становлении гистологии в историческом аспекте. Необходимо выделить основные периоды развития науки и применительно к ним характеризовать методы, накопленные факты и основные идеи.

По отношению к общей гистологии такая периодизация с большой полнотой дана Н. Г. Хлопиным[6], в монографии которого лектор почерпнет необходимые сведения. З. С. Кацнельсон[7] сделал это по отношению к цитологии. Нет необходимости называть руководства, которые характеризуют и классифицируют системы органов

---

[1] Штер Ф. и Меллендорф В. Учебник гистологии. М.-Л., 1936.

[2] Гистология. Под ред. В. Г. Елисеева. М., 1963, стр. 5.

[3] Бем А. А. и Давыдов М. М. Учебник гистологии человека. М., 1899.

[4] Greep R. O. Histology, N. Y., 1968.

[5] Подобное определение было дано Гейзенгером, который закрепил за нашей наукой название «Гистология» (Heusinger C. System der Histologie, 1822). Следует иметь в виду, что термин «гистология» применительно к тканям (в понимании того времени) был введен несколько раньше К. Майером (Mayer C. Veber Histologie und eine nene Eintheilung der Gevebe der menschlichen Korpers, 1819).

[6] Хлопин Н. Г. Общебиологические и экспериментальные основы гистологии. Изд-во АН СССР, М., 1946.

[7] Кацнельсон С. Клеточная теория в ее историческом развитии. Гос. изд-во мед. литер., Л., 1963.

позвоночных в историческом аспекте. Задача, однако, заключается в другом — дать периодизацию микроскопических исследований животных организмов вообще, выделив основные вехи в развитии современной гистологии. Представляется целесообразным (учитывая ограниченность лектора во времени и возможность обратиться к вопросам истории при чтении эмбриологии) выделить три следующих главных периода в развитии гистологии:

1. Период накопления фактов

Следует специально сказать о том, что становление гистологии как науки было связано с созданием микроскопа. Краткий экскурс в эту область легко сделать, использовав обширные материалы, приведенные в книге С. Л. Соболя[1]. Я хотел бы только предостеречь лектора от увлечения вопросами истории микроскопа. Разумеется, соблазнительно начать лекцию с упоминания смарагда, который вставлял в глаз подслеповатый римский император Нерон. Можно вспомнить Галилео, Янсенов, Ломоносова — они дали достаточно материалов для того, чтобы характеризовать роль микроскопа в познании природы. Но лектора ограничивает время. Упоминание изобретения необходимо только для переходной фразы «...эти попытки позволили Левенгуку познакомить человека с его, до того невидимыми, соседями на планете...» или какой-либо другой в этом духе. Надо выбрать что-то одно из многочисленных наблюдений А. Левенгука, иллюстрировав основную его заслугу — применение микроскопа для изучения биологических объектов.

В калейдоскопе микроскопических исследований различных растений и животных, последовавших за работами А. Левенгука и Р. Гука, необходимо сослаться на работы ограниченного числа исследователей, хотя, конечно, соблазн подробно рассказать об этом увлекательном периоде истории науки очень велик. Важно упомянуть те работы, в которых описание микроскопических картин подводило к представлению о единстве клеточного строения для всего мира животных и растений. Мне представляется наиболее интересным в этой связи краткое изложение наблюдений М. Мальпиги и Каспара Фридриха Вольфа с использованием иллюстративного материала по нефридиевым трубочкам таракана и ранним фазам развития цыпленка, описанным К. Вольфом. Можно, конечно, рассказать и о других исследованиях, но во всех случаях надо показать, что авторы описывали в животных и растительных организмах клетки или что-то им подобное.

---

[1] Соболь С. Л. История микроскопа и микроскопических исследований в России в XIX веке. М.—Л., 1949.

Период накопления фактов увенчался в 1837 г. созданием клеточной теории Т. Шванном. Клеточная теория уже знакома слушателям по курсу общей биологии, и, разумеется, нет необходимости задерживаться на подробном изложении ее основных положений. Однако сам факт повторения, хотя бы и краткого, подчеркивает значимость этого обобщения для биологической науки, и уделить некоторое время ей необходимо. Это прежде всего следует сделать в методологическом аспекте. Известные слова Ф. Энгельса о том, что клеточная теория, наряду с законом превращения энергии и эволюционной теорией Ч. Дарвина, является одним из трех великих открытий естествознания, должны быть здесь приведены обязательно. Общность строения прямо подводила к представлению об общности происхеджения, т. е. к идее эволюции. В моей практике весьма положительной оказалась реакция студентов на упоминание в этой связи И. Жоффруа Сент-Илера и его дискуссии с Ж. Кювье. Реакция аудитории служила, в известной мере, показателем усвоения ею основной методологической идеи. Целесообразно также дать хотя бы очень кратко современную трактовку основных положений клеточной теории.

Необходимо далее показать, что установление общности клеточного строения животного и растительного мира лишило смысла дальнейший поиск клеток в различных биологических объектах. Постулировав общность клеточного строения и положение «клетка из клетки», биологическая наука вступила в новую фазу.

В конце изложения материалов, относящихся к этому периоду развития гистологии, следует специально еще раз подчеркнуть, что работы, завершившиеся созданием клеточной теории, были выполнены, в основном, на живых объектах. Надо отдать должное исследователям, плохо вооруженным технически, которые на таком материале, с помощью примитивных инструментов добились решения задач, постановка которых представляется нам сейчас для того времени фантастической.

2. Период изучения микроскопического строения животных и человека с позиций клеточной теории

На очередь встали два вопроса: органные особенности клеток и характер их взаимосочетаний, иначе вопрос об архитектуре органов.

Такие задачи потребовали применения более сложных методов подготовки объекта исследования. Здесь уместно краткое изложение разделов современного метода общегистологического анализа: фиксация, подготовка объекта и приготовление срезов, окраска. Нет необходимости вдаваться в детали (с этим студенты знакомят-

ся на практических занятиях), но познакомить с общим ходом приготовления препарата надо обязательно.

К середине второй половины XIX века были, по сути дела, заложены основы современной микроскопической анатомии. Упоминание целлюлярной патологии Р. Вирхова весьма демонстративно для характеристики достижений в области микроскопической анатомии и значения их для медицины.

Описываемый период ознаменовался созданием современной классификации тканей и тем самым выделением тканевой системы как самостоятельного объекта микроскопических исследований. Именно здесь, после упоминания работ Ф. Лейдига и Р. Келликера, следует дать представление о существующей иерархии биологических систем организма млекопитающих и человека: клетка (предмет цитологии), ткань — система, в которую объединены клетки и промежуточное вещество (предмет общей гистологии), орган (предмет нормальной макроскопической, а в нашем курсе — микроскопической анатомии или частной гистологии), система органов (предмет макроскопической анатомии). Характеристику иерархии названных биологических систем организма уместно сопроводить их функциональной характеристикой (элементарные, частные и общие функции), проиллюстрировав это каким-либо примером.

3. Современный период

Этот период, начавшийся еще во второй половине XIX века, характеризуется выделением основных направлений микроскопических исследований (цитологии, общей и частной гистологии) и трех методических подходов: описательный, эволюционный и гистофизиологический. Изложение фактического материала предпочтительнее вести в методическом плане, демонстрируя при этом основные достижения, полученные с помощью того или иного подхода.

Широкие возможности описательного метода очевидны. На примере цитологии иллюстрировать их можно особенно хорошо: описание картины кариокинеза, описание в более позднее время морфологического субстрата генетического кода, энергетических внутриклеточных структур и т. д.

Описательный метод в его классической форме в настоящее время близок к тому моменту, когда его возможности будут полностью исчерпаны. Здесь можно сказать, что с усовершенствованием техники изготовления оптических систем микроскопа становились доступными для наблюдения все более тонкие детали структур тканей и клеток. Сейчас в этом смысле возможности светового микроскопа, позволяющие вести наблюдение в пределах

видимой части электромагнитного спектра, полностью исчерпаны; разрешающие способности ограничены длиной волны. Новые возможности открыло наблюдение в ультрафиолетовой части спектра—разрешающая способность повысилась примерно в два раза. С введением в практику биологических исследований электронной микроскопии мы практически подошли к пределу. Коль скоро стали доступными для визуального наблюдения молекулы, исследования с помощью описательного метода стали задачей биологической химии, а не морфологии.

Дело, однако, не только в том, что электронный микроскоп вывел исследования на молекулярный уровень. Ограниченность возможностей классической описательной методики в области микроскопически малого заключается еще и в отсутствии права на оправданное сопоставление морфологически одинаковых структур, выявляемых в различных биологических системах (органе, ткани, клетке и т. д.). Замечания А. Г. Гурвича, сделанные во вступлении к лекциям по гистологии для естественных факультетов в 1923 г., лучше всего характеризуют этот недостаток чисто описательного подхода.

«...всякое морфологическое исследование имеет известные предпосылки, а именно: 1) объект исследования предполагается неизменным во время хотя бы повторного исследования и 2) при сравнительном исследовании какого-нибудь органа мы должны иметь полную уверенность в том, что сопоставление или отождествление различных по своему виду объектов делается нами правильно. Так, например, мы можем сравнивать кости, мышцы и т. д. самых различных величин и форм или, вернее, называть очень различные по своему виду образования одним видовым именем: кость, мышца лишь потому, что мы знаем, что во всех существующих отношениях данные объекты действительно совпадают друг с другом, и вправе принять, что наблюдаемые различия внешнего вида не существенны. Таким образом, отождествление объекта, необходимое для его морфологической трактовки, предполагает уже известный ряд свойств этого объекта, независимых от морфологии. Так, например, если мы найдем в двух различных видах какой-нибудь орган крайне различный здесь и там по своей форме, но одинаковый по своей функции, то мы нисколько не затрудняемся, конечно, признать тождество его при двух различных формах его проявлений. Другими словами, чисто морфологическое исследование какого-нибудь объекта предполагает уже некоторое знакомство с ним иного, не морфологического характера. Если мы попытаемся перенести эти предпосылки морфологического анализа в область микроскопически малого, то мы наталкиваемся на большие затруднения. Во-первых, постулат о неизменности объекта исследования удается осуществить лишь крайне редко: один и тот

же объект, взятый в различные моменты своего жизненного цикла, представляет нередко под микроскопом крайне различные картины. При описании данного объекта мы бываем, таким образом, принуждены дать синтез всех отдельных картин, а это сводится к тому, что мы описываем уже не морфологическую структуру, а некоторый процесс. Второй постулат чистой морфологии выполним в области микроскопически малого также лишь отчасти. Открывая какое-либо совершенно новое микроскопическое образование, мы, конечно, обыкновенно не знаем о нем ничего, кроме того, что дал нам микроскоп; поэтому всякое сопоставление его с другими образованиями, которые мы предполагаем аналогичными с ним, будет нередко совершенно проблематичным и необоснованным»... «Если мы имеем, например, перед собой два мельчайших зернышка, известных нам только по величине и окраске, то является, конечно, совершенно произвольным и ненаучным отождествлять их, т. е. принимать общность и других их, быть может, крайне сложных свойств»[1].

В дальнейшем, излагая основы гистофизиологии, лектор неизбежно вернется к описательному методу, который на новом уровне играет существенную роль в функциональной оценке микроскопических структур.

Сравнительный метод введен был в гистологию И. И. Мечниковым и А. О. Ковалевским, которые впервые поставили вопрос о фило-онтогенетических закономерностях формирования микроскопических структур животных организмов. Установив общность происхождения тканей из определенных зародышевых листков у различных представителей животного мира, И. И. Мечников и А. О. Ковалевский, по существу, заложили основы эволюционной гистологии. Демонстрируя успехи эволюционного подхода, необходимо хотя бы очень кратко коснуться теории параллелизмов А. А. Заварзина — одного из крупнейших обобщений в области биологии. В дальнейшем при изложении общей гистологии лектор неизбежно вернется к теории параллельных рядов, но уже в начале всего курса упоминание о ней привлекает внимание и интерес слушателей. В моей практике примеры общности строения тканей у резко отдаленных друг от друга систематических групп животных, данные во вводной лекции, неизменно запоминались студентами до конца курса. Замечу попутно, что задача лектора при рассказе об эволюционном подходе к изучению микроскопических структур значительно облегчается, если ему предшествовало изложение основных закономерностей фило- и онтогенеза в курсе общей биологии.

---

[1] Гурвич А. Г. Лекции по общей гистологии, введение, Москва — Петроград, 1923, стр. 3—4.

Во второй половине XIX века начинает развиваться функциональный подход к характеристике микроскопических структур. Очевидно, что с помощью классического описательного метода вопрос о функции микроскопических структур решить было невозможно. Возникла необходимость дополнить описательный метод такими приемами, которые позволили бы судить о функции структур и динамике процессов, протекающих в клетках и тканях.

Ограниченность возможностей в этом отношении изучения гистологических препаратов, изготовленных из фиксированных тканей и органов, была очевидна уже исследователям XIX века. В 1885 г. И. И. Скворцов впервые применил метод выращивания тканей вне организма, что позволило ему прижизненно изучать клетки крови. В 1907 г. Гаррисон наблюдал рост нерва вне организма. Работы Каррeля и Н. Г. Хлопина дают лектору достаточно материала для иллюстрации широких возможностей метода культуры тканей вне организма. Как и во всех других случаях, следует хотя бы несколько слов сказать об эффективности применения этого метода для гистологии. Во вводной лекции предпочтительнее, коль скоро речь идет о физиологической оценке структур, привести в качестве примера выяснение функции фибробластов в выработке промежуточного вещества, роли внутриклеточных структур в делении клетки и т. д.

Вопрос о значении метода тканевой культуры для создания генетической системы тканей уместнее затронуть во введении к курсу общей гистологии. Достоинства метода культуры тканей для понимания функции микроскопических структур неоспоримы.

Среди методов, позволяющих получить представление о значении и функциональном состоянии микроскопических структур, весьма убедительным является упоминание экспериментального метода и прижизненного окрашивания.

Прижизненное окрашивание было впервые применено в 1864 г. киевским патологом Н. А. Хржонщевским, а несколько позже русским биологом А. О. Ковалевским и немецким физиологом Р. Гейденгайном. Здесь можно в качестве примера привести выяснение с помощью витального окрашивания функциональных особенностей различных отделов нефрона. Особенно показательна ссылка на известные исследования Д. Н. Насонова о различном отношении к витальным красителям клеток в зависимости от их жизнеспособности — подавления способности к образованию гранул красителя и диффузное прокрашивание цитоплазмы как показатель обратимых изменений клетки (паранекроз) при воздействии различных повреждающих агентов.

Достоинства экспериментального метода, разработкой которого гистология обязана прежде всего И. И. Мечникову, хорошо иллюстрируются известными экспериментами последнего с введением ино-

родного тела, позволившими выяснить защитную роль фагоцитов и послужившими ему основой для создания фагоцитарной теории иммунитета. Очень показателен также введенный в практику нейрогистологии метод перерезок (Б. И. Лаврентьев), расширивший наши представления о функциональном значении ядер нервной системы.

Изложение методических подходов к исследованию микроскопических структур должно вестись таким образом, чтобы подготовить слушателей к представлению о том, что современная гистология может развиваться, только сочетая эти подходы. В этом свете изложение в заключительной части лекции принципов гистохимии приобретает исключительное значение. Разумеется, говорить можно только о том, что этот метод позволяет судить о химической природе выявляемых структур, не больше, так как слушатели не изучали биохимию и не подготовлены к восприятию каких бы то ни было примеров из этой области. Однако указание на то, что понимание некоторых внутриклеточных процессов может быть достигнуто лишь при изучении структур с помощью гистохимических методов на электронномикроскопическом уровне, дает слушателям ясное представление о перспективности комплексного использования всех трех подходов — описательного, сравнительного и функционального в современной гистологии.

В конце лекции полезно привлечь внимание аудитории к необходимости одинаково серьезно отнестись к изучению всех трех разделов учебного курса. Вот один из вариантов таких заключительных слов:

«Итак, мы выяснили, что курс гистологии включает три раздела — цитологию (учение о клетке), общую гистологию (учение о тканях) и микроскопическую анатомию (учение о микроскопическом строении органов). Вполне естественно, что наше внимание в первую очередь должна привлечь микроскопическая анатомия, ибо врач сталкивается с заболеванием органов и организма. Но понять строение органов можно только при достаточно полном знании морфологии клеток и тканей. Но дело не только в этом. Медицина имеет дело также с наследственными заболеваниями, которые являются результатом нарушения генетического аппарата, т. е. с болезнями клеток и с такими грозными заболеваниями, как ревматизм или злокачественное малокровие, т. е. с системными заболеваниями тканей — крови и соединительной ткани. Врачу, таким образом, приходится иметь дело со всеми тремя объектами. Уже одно это обязывает с должным вниманием отнестись ко всем трем разделам курса гистологии».

ОБЩАЯ ГИСТОЛОГИЯ

ВВЕДЕНИЕ В УЧЕНИЕ О ТКАНЯХ

Некоторые общие предпосылки к этому разделу курса были даны во вступительной лекции. Их, однако, явно недостаточно для создания представлений у слушателя об этой биологической системе и общих закономерностях формирования и гистофизиологии тканей. Поэтому, как ни ограничен лектор во времени, необходимо уделить как минимум 45 минут введению в учение о тканях. Это особенно важно в связи с тем, что здесь можно осветить основные методологические вопросы курса гистологии. Введение в учение о тканях должно включать развернутое определение понятия «ткань» и классификацию тканей.

Вводные слова лучше всего построить на каком-либо примере из области патологии, где имеет место системное поражение ткани. Можно, например, начать лекцию с упоминания системной красной волчанки или ревматизма — заболеваний, связанных с поражением соединительной ткани. Это открывает возможность на интересном примере говорить о том, что клетки и неклеточные структуры в целостном организме образуют ткани, которые функционируют именно как системы, хотя и находятся под регулирующим воздействием иерархически более «сложных» биологических систем — органов, систем органов или организма. После такого введения можно поставить вопрос о том, что собой представляет предмет курса — ткань.

Определение понятия «ткань» является, пожалуй, наиболее ответственным моментом всего курса общей гистологии. Вопрос этот имеет свою историю, на которой, разумеется, нет необходимости останавливаться на лекции, но знать которую, при определении своего отношения к существующим представлениям, совершенно необходимо.

Существуют три основных подхода к определению ткани.

Еще в прошлом веке сложилось представление о ткани, как об определенной морфологической или морфофизиологической системе. Эта точка зрения бытует и до настоящего времени. Вот несколько примеров такого определения ткани:

Ткань есть собрание одинаково дифференцированных клеток (Ф. Штер)[1].

Ткань есть совокупность клеток, соединенных между собой и измененных одинаковым образом для выполнения какой-нибудь функции в организме (В. П. Карпов)[2].

Клетки, сходные функционально, дифференцированные в одинаковом направлении и связанные друг с другом (и с промежуточным веществом, если оно есть) определенным образом, складываются в системе, получившие в гистологии название тканей (В. Фомин)[3].

Gevebe sind zusammengesetzte Banfformen, felehe in Organismns immer fieder in typisgher Weise verwand (K. Goerttier)[4].

Ткань — структурный комплекс, построенный из клеток и их производных и обеспечивающий морфологическую основу для наиболее общих проявлений жизнедеятельности организма (Т. А. Григорьева)[5].

Представляет интерес определение, приведенное в руководстве Ф. Штера и В. Меллендорфа, вышедшем в 1936 г. под редакцией Е. М. Вермеля и В. К. Белецкого:

Ткань — это форма проявления живой массы, подчиняющая себе клетку и подчиненная организму[6].

Это определение примечательно указанием на взаимозависимость биологических систем — клетки, ткани, организм.

А. А. Заварзин положил начало второму подходу к представлению о тканях как о филогенетически сложившихся системах. Он писал, что «самым важным, самым ведущим моментом в определении понятия «ткань» должен быть момент ее филогенетического развития, отраженный в ее онтогенезе. Все остальные особенности тканей — и морфологическое строение, и специфические функции — является следствием этого развития»[7].

В отечественных руководствах по гистологии в настоящее время определение ткани включает филогенетический момент.

---

[1] Штер Ф. Учебник микроскопической анатомии человека. Издание 4-е, заново переработанное А. С. Догелем, А. В. Немиловым, вып. 1-й, Петроград, 1917, стр. 76.

[2] Карпов Вл. Начальный курс гистологии. Книгоиздательство «Сотрудник», Петроград —Киев, 1917, стр. 42.

[3] БМЭ, т. 32., М., 1935, стр. 547.

[4] Stohr Ph., Mollendorff W., Goerttler K., Lehrbuch der Histologie, 28 anflage, Zena, 1959, s. 44.

[5] БМЭ, т. 32, Издание 3-е. М., 1963, стр. 246.

[6] Штер Ф., Меллендорф В. Учебник гистологии, под редакцией Е. М. Вермеля при участии В. К. Белецкого. М.—Л., 1936, стр. 72.

[7] Заварзин А. А. Курс гистологии и микроскопической анатомии. Изд. 4-е. Л., 1938, стр. 120.

Ткань представляет исторически сложившуюся систему элементов (клеток и неклеточного живого вещества), объединенных между собой общей структурой, функцией и развитием, протекающим под непосредственным влиянием нервной системы в составе целостного организма, находящегося в единстве с внешней средой (А. А. Заварзин, С. И. Щелкунов) [1].

Ткань — это исторически (филогенетически) сложившаяся система клеток и неклеточных структур, обладающих общностью строения и специализированная на выполнении определенной функции (В. Г. Елисеев) [2].

Ткань — это возникшая в развитии система клеток и их производных, характеризующихся общими морфо-физиологическими свойствами[3].

В настоящее время намечается еще один подход к представлению о ткани, который базируется на современных данных генетики. Оценка состояния дел весьма удачно дана В. П. Михайловым [4]:

«В настоящее время сделаны первые попытки дать определение понятию «ткань» с учетом современных представлений о генетике соматических клеток и механизме регуляции синтеза белков». Ткань — частная система организма, состоящая из клеток с одинаковым образом реализуемой эпигенетической (эпигеномной) наследственностью» (В. П. Михайлов, 1966, стр. 99). Ткань представляет собой систему эпигенетически различающихся клеточных популяций, способных к взаимопревращению» (И. Н. Швембергер и Ю. Б. Вахтин, стр.69). Аберкомби в докладе на международном симпозиуме по клеточной дифференцировке (1967, Лондон), подчеркнул, что для характеристики тканевых типов позвоночных лучше всего может быть использовано понятие «эпигенотип».

Следует согласиться с В. П. Михайловым, что внесение новой информации, добытой в последние годы генетикой, в представление о ткани является перспективным. Однако в настоящее время вряд ли целесообразно брать за основу упомянутые выше предпосылки.

Мне представляется, что при любой формулировке определение ткани должно включать указание на фило-онтогенетическую и морфологическую общность. Из чисто педагогических соображений надо здесь же сказать о регулирующей роли организма и зависимости ткани от среды обитания; это даст возможность последователь-

---

[1] Заварзин А. А. и Щелкунов С. И. Руководство по гистологии. М., 1954, стр. 47.

[2] Гистология, под ред. В. Г. Елисеева. М., 1963, стр. 99.

[3] Иванов И. Ф., Ковальский П. А. Цитология, гистология, эмбриология. Изд. 2-е., М., 1969, стр. 206.

[4] Михайлов В. П. Гистология и генетика. Тезисы симпозиума «Морфология и генетика», Горький, июнь 1973, стр. 27 — 29.

но изложить общие для всех тканей закономерности их формирования и функционирования.

Ткань — система клеток и неклеточного вещества, характеризуется общим фило-онтогенезом, морфологией и функцией.

В организме ткань находится под контролем нейрогормональной системы и в определенной степени зависит от среды обитания.

Дав определение понятия «ткань», лектор должен пояснить, что вкладывается в элементы такой характеристики, используя соответствующие примеры. Нет необходимости останавливаться на расшифровке и соответствующих примерах представления о ткани, как о биологической системе клеточных и неклеточных структур и их морфо-физиологической общности. На других примерах я считаю необходимым специально остановиться.

Прежде всего это относится к филогенетической характеристике тканей. По сути дела здесь необходимо изложить закон параллельных рядов А. А. Заварзина[1], труды которого и должны лечь в основу этой части лекции. Очень хорошим примером является сопоставление соматической мышечной ткани позвоночных, образующих мышцы конечностей человека, с мышечной тканью насекомых (мышцы, поднимающей крыло бабочки). При крайней степени дивергенции в процессе эволюции видов имеет место поразительное сходство тканевых элементов; в обоих случаях мышечные волокна представляют собой симпластические элементы и включают миофибриллы с поперечной полосатостью. Если лектор имеет возможность подробнее остановиться на законе параллельных рядов, следует воспользоваться данной самим А. А. Заварзиным схемой (Очерки эволюционной гистологии крови и соединительной ткани. М., 1945, стр. 287, рис. 164; Избранные труды, т. 4. М. -Л., 1953, стр. 343).

Надо отметить, что А. А. Заварзин писал о морфологических различиях клеток в пределах ряда.

«Мы видели, что у круглоротых эритроциты имеют круглую форму, могут становиться безъядерными,— другими словами, обнаруживают те же признаки, которыми обладают и эритроциты млекопитающих и человека. Однако между ними существует значительная разница, которая выражается и в значительно большем анизоцитозе эритроцитов миноги, и в гораздо меньшей насыщенности их дыхательным пигментом.

То же самое можно отметить, если сопоставить с эритроцитами человека эритроциты полихет, иглокожих или немертин, у которых также имеются безъядерные формы. Эти различия всегда такого порядка, что они ставят всех членов параллельного ряда тканевой эволюции более высокой в филогенетическом отношении

[1] Заварзин А. А. Очерки эволюционной гистологии крови и соединительной ткани, вып. I, М., 1945.

группы на некоторую высшую ступень, дающую возможность образоваться более совершенным, более прецизированным клеткам того же типа, которые имеются и у форм, стоящих ниже в филогенетическом отношении»[1].

А. А. Заварзин, развивая теорию параллелизмов, допускал, таким образом, и наличие элементов дивергенции. Здесь вполне уместно, хотя бы очень кратко, упомянуть теорию девергентной эволюции тканей Н. Г. Хлопина — так или иначе к ней придется обращаться при изложении материалов по классификации тканей. Гораздо важнее, однако, более подробно остановиться на взаимоотношении дивергентного и параллельного развития в процессе эволюции биологических систем вообще.

Принцип дивергентной эволюции был блестяще показан Дарвиным на примере анализа происхождения видов. В настоящее время этот принцип признается как основа систематики животного и растительного мира, причем, иногда речь идет об его исключительности[2]. Но Дарвин занимался происхождением видов и не распространял свою иерархическую систему на другие биологические системы, такие, как клетки или ткани. Однако, наряду с очевидным господством принципа дивергенции, даже и в тех таксономических единицах, которыми занимался Дарвин, можно наблюдать элементы параллелизма. Достаточно сравнить некоторых представителей сумчатых и плацентарных млекопитающих (опоссум и крыса, сумчатый крот и плацентарный крот, тасманийский волк и северный волк и т. д.).

А. А. Заварзину биология обязана распространением филогенетического подхода на тканевой уровень. Но этот выдающийся естествоиспытатель сделал больше — он ввел в представление о способах эволюции биологических систем принцип параллелизма. Как и дивергенция для вида, параллельное развитие играет доминирующую роль в тканевой эволюции. При этом, как было сказано выше, имеют место и проявления дивергенции.

«Развитие — есть «борьба» противоположностей» (В. И. Ленин)[3]. Этот постулат диалектического материализма позволяет осмыслить внутреннее содержание развития биологических систем, как непрерывную «борьбу» тенденций к дивергенции и параллелизму для любого уровня организации системы. С этих позиций и следует излагать проблемы эволюции. В настоящее время накапливаются материалы, которые позволяют высказать предположение, что с повышением уровня биологической системы на первый план все более отчетливо выступают явления дивергенции (видовой уро-

[1] Заварзин А. А. Очерки эволюционной гистологии крови и соединительной ткани, вып. I. М., 1945, стр. 287.
[2] Simpson G. G., Principles of Animal Taxonomy, N. Y., 1961.
[3] Ленин В. И. Философские тетради. М., 1947, стр. 327.

вень), в то время как на иерархически низких (молекулярном, клеточном и тканевом) уровнях преобладающим является параллельное развитие. При чтении лекций по общей гистологии и микроскопической анатомии лектору неоднократно придется обращаться к названному закону диалектического материализма при объяснении конкретных проявлений борьбы противоположностей в процессе развития тканей (изоляция соматических мутаций).

Данная при определении ткани посылка о зависимости в целостном организме морфо-физиологических параметров от нервной и эндокринной систем, которые оказывают регулирующее влияние, может быть иллюстрирована на примере соединительной ткани в условиях воспаления[1].

В. Г. Елисеев приводит результаты экспериментов, в которых перерезка периферических нервов, не меняя последовательности фаз воспалительной реакции, приводила к сдвигам в их интенсивности и временных соотношений. Особенно показательны опыты с различными воздействиями на высший отдел центральной нервной системы — кору головного мозга, при этом наблюдается изменение гистофизиологических и формообразовательных процессов в соединительной ткани. В той же монографии В. Г. Елисеева лектор почерпнет и достаточно убедительные доказательства влияния эндокринных желез на гистофизиологию и регенерацию соединительной ткани. При изложении названных вопросов надо постоянно помнить, что слушатель имеет лишь общие представления о нервной и эндокринной системах, вынесенные из средней школы, и не затрагивать детали экспериментов, касающиеся незнакомых структур.

При иллюстрации положения о зависимости строения ткани от внешних (по отношению к ней) условий обитания сомы важно показать филогенетическую обусловленность этой изменчивости. Вместе с тем представляется очень существенным простота примера, так как студенты еще не знакомы с морфологией тканей. В моей практике наиболее понятным и убедительным примером оказалась трансформация эпителия амниотической оболочки при пересадках ее в необычные условия. Использование этого объекта облегчается тем, что студенты уже знакомы с основами сравнительной эмбриологии позвоночных, поэтому топография и функция оболочки им известны. Упрощается дело и тем, что морфологически амниотический эпителей представляет собой относительно простую структуру. Начать следует с упоминания исторической обусловленности строения. В данном случае следует сказать о том, что амнион является эктодермальным производным, для которых многослойность и защитная функция являются закрепленными в филогенезе свойствами. Амниотический эпителей граничит с жидкой

[1] Елисеев В. Г. Соединительная ткань. М., 1961.

средой в замкнутом пространстве и выполняет иные функции (секреция околоплодных вод), поэтому он стал однослойным. В хирургической практике прибегают иногда к замене дефектов пищевода или других органов, обладающих многослойным эпителием, амниотической оболочкой. В этом случае эпителей амниона, попавший в новую среду обитания, становится многослойным. Ничего подобного, однако, не произойдет, если проделать такой эксперимент с энто- или мезодермальным эпителием. Я ссылаюсь при этом на эксперименты Т. Г. Оганесян, которая при длительном пневмотораксе наблюдала преобразование однослойного плоского мезодермального эпителия в призматический многорядный, но никогда не видела превращения его в многослойный. Каждый лектор в своей практике найдет убедительные примеры подобного рода трансформации тканей в филогенетически обусловленных пределах.

Классификация тканей — основа построения всего курса общей гистологии. Вместе с тем изложение этого вопроса в историческом аспекте открывает перед лектором возможность еще раз обратить внимание на некоторые морфологические, функциональные и генетические проблемы, о которых шла речь при расшифровке понятия «ткань».

Представляется совершенно необходимым экскурс в область истории. Может быть, нет смысла перечислять выделенные Ф. Биша 21 ткань, но назвать имя этого французского ученого обязательно нужно. Очевидно, классификация Биша носила больше характер талантливого домысла, чем научно обоснованной теории (по крайней мере в гистологическом понимании).

В 1853—1855 гг. Келликер и Лейдиг создали морфо-физиологическую классификацию тканей, согласно которой выделяются четыре ткани: эпителиальная, соединительная, мышечная и нервная. Обстоятельный очерк создания этой классификации дал Н. Г. Хлопин (1946). Следует подробно остановиться на классификации Келликера и Лейдига, не фиксируя пока внимания студентов на том, что она в настоящее время является общепринятой.

Несовершенство классификации Келликера и Лейдига было ясно уже морфологам XIX века. На примере этой классификации лектор имеет возможность познакомить слушателей с общими принципами классификации явлений. Можно строить изложение следующим образом:

«Перед нами стоит задача разделить на группы предметы, с помощью которых можно было бы письменно передать информацию. Таких предметов можно назвать много: мел, тушь черная, чернила красные, чернила синие, чернила черные, белила, карандаш черный, карандаш синий, карандаш красный, уголь, шариковые авторучки и т. д. Тот, кому задается такая задача, немедленно поинтересуется, с какой целью делается подобная сортировка

материала. Если речь идет о классификации предметов по принципу характера окраски, то очевидно следует выделить группы: черная (1), белая (2), цветная (3). В случае, если имеется в виду транспортировка предметов, то, по-видимому, их надо подразделить по консистенции — жидкие (1), твердые (2). Можно подразделить по способам обработки — предметы, производство которых требует специальной обработки (1), и предметы, которые употребляются для письма без таковой (2). На доске это будет выглядеть так:

Материал	Цветность	Консистенция	Подготовка для использования
Мел	2	2	2
Тушь черная	1	1	1
Чернила красные	3	1	1
Чернила синие	3	1	1
Чернила черные	1	1	1
Белила	2	1	1
Карандаш черный	1	2	1
Карандаш красный	3	2	1
Карандаш синий	3	2	1
Уголь	1	2	2
Шариковая авторучка красная	3	2	1
Шариковая авторучка черная	1	2	1

Подобные примеры (а их каждый приведет сколько угодно), на первый взгляд крайне наивные, дают основание для обсуждения проблемы выбора классификатора. А она далеко не так проста, как представляется первоначально, и лучшим примером тому является создание классификации тканей.

Совершенно очевидно, что классификация Кёлликера и Лейдига (даже в современном понимании) не выдерживает никакой критики: попросту здесь нет какого-либо классификатора. Очевидно, что ткани можно классифицировать по одному из трех показателей: морфологическому, функциональному, фило-онтогенетическому. Можно сделать на доске подобную приведенной выше таблицу, которая наглядно продемонстрирует слушателям, что ни один из названных классификаторов не был положен в основу классификации тканей Кёлликера и Лейдига. Действительно, эпителиальные ткани объединены в одну группу только по морфологическому признаку; в генетическом и функциональном отношении это сборная группа. Слушатель наверняка усвоит, что эпителию свойственны клеточное строение при полном или почти полном отсутствии

межклеточного вещества, и пограничное положение. Соединительные ткани имеют общее происхождение (мезенхима) и в известной мере общую морфологию (наличие промежуточного вещества); в функциональном отношении отдельные виды соединительной ткани (кровь и костная ткань, например) не имеют между собой ничего общего. Напротив, для мышечных тканей единственным объединяющим признаком является функциональный; генетически и морфологически гладкая и поперечно-полосатая мышечные ткани различны. Элементы нервной системы (учитывая морфологические и генетические особенности микроглии) объединены в одну группу, разве что по топографическому принципу.

Естественно, что уже в конце XIX века предпринимались попытки пересмотреть морфо-физиологическую классификацию Кёлликера и Лейдига. Разумеется, нет необходимости вспоминать бесчисленные попытки классифицировать ткани на основании определенного признака, но три основных — физиологическую, морфологическую и генетическую — классификации упомянуть необходимо. И это не только дань выдающимся биологам, работавшим в этом направлении (хотя и это очень важно!), но и, прежде всего, метод закрепления в памяти слушателей морфо-физиологических и генетических особенностей основных групп тканей.

В 1902—1904 гг. К. Шнейдер и Л. Майар предприняли попытку выделить группы тканей по сугубо физиологическому принципу. Можно назвать в качестве примера такие ткани, как чувствительные, опорные. Несостоятельность подобного подхода можно показать на примере жировой ткани, которая при голодании может и не быть таковою. Физиологические классификации не были приняты и сейчас имеют чисто исторический интерес.

В 1929 году Ф. Штудничка формулирует морфологическую классификацию тканей, согласно которой выделяются, например, клеточная, плазмодиальная, синцитиальная и волокнистая ткани; уже то, что одна и та же ткань при такой классификации попадала в различные группы (это следует иллюстрировать мезенхимными производными), обрекало попытку Ф. Штуднички на неудачу. Чисто морфологическая классификация не была признана.

Прошло почти 20 лет, и Н. Г. Хлопин (1946) предложил генетическую классификацию тканей. Однако и она не выдержала проверки временем и мало кем используется.

Итак, сто лет морфологи пытались создать классификацию тканей, в основу которой был бы положен какой-то определенный классификатор. Исследователи собрали огромный материал, выяснили важные закономерности формирования и гистофизиологии тканей, продвинув биологию на новую ступень, но до сих пор не смогли создать что-либо более приемлемое, чем морфо-физиологическая классификация Кёлликера и Лейдига.

В педагогическом отношении мне представляется в настоящее время оптимальным вариант классической морфо-физиологической классификации, предложенный В. Г. Елисеевым. Привожу его в изложении автора[1].

«Эпителиальная ткань. Эта ткань характеризуется тесным объединением клеток в пласты, через ее посредство совершается обмен веществ между организмом и внешней средой, она выполняет защитную роль, функции всасывания, секреции и экскреции. Эпителиальная ткань развивается из различных тканевых зачатков — эктодермы, энтодермы и мезодермы.

Кровь и лимфа. Эти ткани состоят из жидкого межклеточного вещества и свободно взвешенных в ней клеток, они заполняют кровеносные и лимфатические сосуды, выполняют трофическую функцию, переносят кислород и обеспечивают гуморальную связь между всеми органами путем переноса различных веществ от одних органов к другим.

Соединительная ткань. К ней относятся собственно соединительная ткань, а также хрящевая и костная ткани. Соединительная ткань характеризуется наличием большого количества волокнистого межклеточного вещества, Основными функциями этой ткани являются трофическая, пластическая, защитная и механическая (опорная).

Кровь, лимфа и соединительная ткань развиваются из одного тканевого зачатка — мезенхимы. На основании общности происхождения эти ткани в ряде руководств объединяют в одну группу — опорнотрофических, или мезенхимных тканей[2].

Мышечные ткани. Среди них различают гладкую мышечную ткань, состоящую из вытянутых в длину клеток, и поперечно-полосатую мышечную ткань, образованную мышечными волокнами, имеющими симпластическое строение. Обе эти ткани выполняют функцию сокращения. Первая представлена мышцами непроизвольного, а вторая — произвольного сокращения (за исключением сердечной мышцы). Гладкие мышцы развиваются из мезенхимы, а поперечно-полосатые — из мезодермы.

Нервная ткань. Эта ткань состоит из нервных клеток, основной функцией которых является восприятие и проведение возбуждений, и нейроглии, органически связанной с нервными клетками. Зачаток нервной системы в ранней стадии развития зародыша обособляется из состава эктодермы.

---

[1] Гистология, под ред. В. Г. Елисеева. М., 1963, стр. 99—100.

[2] На недостаточную обоснованность отнесения крови и лимфы в группу соединительных тканей указывает также Н. Г. Хлопин (Общебиологические и экспериментальные основы гистологии, 1946, стр. 41).

МЫШЕЧНЫЕ ТКАНИ

Привлечь внимание аудитории к предмету лекции лучше всего на каком-либо примере из области физиологии мышечного сокращения. Весьма эффективна в этом отношении ссылка на полет пчелы, которой необходимо расходовать колоссальное количество энергии: мышцы, поднимающие крыло, в 1 минуту гидролизуют АТФ в количестве, равном половине веса насекомого — это, примерно, соответствует количеству энергии, потребляемой поршневым самолетом за ту же единицу времени. Весьма убедительны в этом отношении примеры, заимствованные у патологов. Каждый лектор легко найдет в собственной практике или почерпнет из опыта своих коллег случаи, когда гибель значительного количества мышечных волокон не приводила к каким-либо нарушениям, регистрируемым клинически. В любом случае введение должно послужить основанием для постановки перед слушателями основного вопроса — что представляет собой морфологический субстрат, обеспечивающий столь высокую энергетику мышечной ткани.

Вопрос о способах движения в живой природе был освещен в курсе цитологии. Тем не менее, в этой лекции было бы не лишним вернуться к этому вопросу и четко сформулировать представления о способах движения. Мне представляется наиболее оптимальным (в педагогическом смысле) ограничить многообразие форм движения пятью видами:

1. Циклоз — движение цитоплазмы без движения самой клетки. Классическим примером может служить движение хлоропластов в парамембранных участках растительной клетки. Здесь уместна ссылка на соответствующие демонстрации, сопровождающие курс цитологии или общей биологии.

2. Амебоидное движение — в этом случае речь идет либо о движении за счет изменения плазмогеля, либо за счет изменения мембраны клеток, но во всех случаях о движении самой клетки. Оптимальным, на мой взгляд, примером является движение лейкоцита или макрофага, о чем лектор уже говорил (при общепринятом изложении курса общей гистологии) в лекциях по морфологии крови или соединительной ткани.

Важно подчеркнуть, что в обоих случаях речь идет о движении самой клетки за счет изменения коллоидального состояния компонентов цитоплазмы. Каких-либо межклеточных взаимодействий для такого рода движений не требуется.

3. Тургор — движение за счет взаимного давления друг на друга клеточных мембран. Соответствующая «напряженность» достигается путем поступления воды в клетку. Весьма впечатляющим примером является движение лепестков цветка росянки

(Drosera rotundifolia), использующей этот способ для улавливания насекомых, или движение соцветия подсолнуха соответственно суточному ритму.

4. Движение за счет ресничек, жгутиков и др. цитоплазматических образований, находящихся на поверхности клетки или являющихся ее придатками. Примером первого типа могут служить реснички изученного ранее мерцательного эпителия органов дыхания или эпителия выводных путей женской половой железы. Во втором случае можно сослаться на изученных в курсе общей биологии простейших или сперматозоид млекопитающих. Во всех случаях речь идет об особых придатках клетки, которые имеют соответствующее строение. Здесь важно подчеркнуть, что общность строения (9/2+2) постулируется как именно всеобщий принцип, одинаково характеризующий как животных, так и растения. Вероятно, упоминание стимулирующего воздействия АТФ на сократительные способности жгутиков и ресничек уместно или в данном случае, или позднее, когда лектор излагает основной материал лекции — движение за счет специальных внутриклеточных метаплазматических структур — миофибрилл. Наиболее сложным является вопрос об ориентации сокращения придатков — волнообразные, маятникообразные, воронкообразные. Не вдаваясь в обсуждение вопроса, можно сказать только, что это осуществляется путем различного во времени сокращения периферических фибрилл. Предпочтительнее ограничиться именно этой ссылкой, так как студенты не имеют еще биохимической основы для суждения об основных механизмах процесса сократительной деятельности.

5. Движение за счет миофибрилл — внутриклеточных образований, свойственных специальным структурам, образующим мышечную ткань многоклеточных животных,— предмет настоящей лекции.

Специально следует оговорить, что этим перечнем далеко не ограничиваются способы активного движения в живой природе[1]. Уместно также специально оговорить, что становление сократительной функции мышечной ткани в филогенезе было связано с развитием нервной системы. Возможно, в некоторых случаях можно напомнить слушателям материал курса общей биологии, касающийся факторов, обусловливающих движение (фототропизм, геотропизм, хемотаксис и т. п.).

Вопрос о **типах мышечных тканей** во всех учебных пособиях если учесть особенности (притом принципиальные) поперечно-посатая. В гистофизиологическом плане это оправдано, но не вполне, если учесть особенности (притом принципиальные) поперечно-по-

[1] Зенкевич Л. А. Очерки по эволюции двигательного аппарата животных. Журнал общей биологии, № 13, 1944.

лосатой мускулатуры сердца. Как правило, такая оговорка делается в учебных пособиях и всеми гистологами при чтении лекций.

Учитывая онто-филогенетические особенности мышечных тканей, представляется более правильным говорить о трех группах, что единственно приемлемо при эволюционном подходе к понятию «ткань». В изложении А. А. Заварзина [1] эти группы характеризуются следующим образом:

«В первую группу приходится отнести всю соматическую мускулатуру независимо от строения ее сократимых элементов. Волокна соматических мышц, как показали работы Фолькмана (1893) по позвоночным и серия работ, выполненных под моим руководством, по членистоногим (Жинкин, 1942), ланцетнику (Жинкин), кольчатым червям (Заварзин, 1938), моллюскам (Заварзин, 1925; Крюкова, 1935), представляют собой образования, состоящие из элементов симпластического неклеточного характера (Заварзин, 1941), обладающих специфическим, чрезвычайно характерным для соматических мышечных волокон и сходных у всех исследованных форм регенерационным механизмом.

Во вторую группу следует отнести мышечные ткани вторичного, эпителиального происхождения: кожного, целомического и нейтрального. Сюда отойдут все эпителиально-мышечные клетки потовых, слюнных и других желёз, затем мышечные элементы радужины позвоночных и, наконец, очень широко распространенные у беспозвоночных внутренностные мышцы, т. е. мышцы сердца, сосудов, кишечника (средней кишки), половых органов и т. д. У позвоночных к этой группе внутринностных мышц относятся только сердечная мышца, а у беспозвоночных, во всяком случае у целомических первичноротых, вообще вся мускулатура всех внутренних органов и сосудов (см. выше). Таким образом, у этих животных имеются только соматические и целомические мышцы. Последние, как мы это видели выше на примере миокарда млекопитающих, вырождаются в экспериментальных условиях в ту ткань, из которой они произошли в филогенезе.

К третьей группе относятся все внутренностные мышцы, за исключением мышцы радужины, слюнных, потовых и молочных желёз и миокарда позвоночных. Так как о других вторичноротых и, в частности, об иглокожих, достаточных сведений для решения вопроса о природе их внутренностной мускулатуры в моем распоряжении не имеется, то позвоночные являются единственным типом животных, у которых имеется специфически внутренностная мускулатура. Эти мышцы имеют мезенхимное происхождение и, как мы это видели на примере работы Щелкунова (1935 а) о преобразовании сосудистой стенки в сосудах коллатерального пути, возникают из сосудистого

[1] Заварзин А. А. Избранные труды, т. 4, М.—Л., 1953, стр. 500—501.

камбия, т. е. из общего источника с фибробластами и эндотелием. Эти данные Щелкунова настолько доказательны, что в их свете приобретают другое значение и данные Беннингхофа (1926, 1927), описавшего в эндокарде переходные формы между мышцами и фибробластами, и аналогичные данные Штиве (1927, 1929), изучавшего мускулатуру матки при беременности и циклических изменениях. Эти данные показывают, что гладкие мышечные клетки не только имеют мезенхимное происхождение в эмбриогистогенезе (в чем никто не сомневается), но что они имеют общую камбиальность с соединительной тканью и во взрослом организме».

При очевидном тройственном характере современной, но в общем наиболее приемлемой, классификации тканей выделение трех групп мышечных тканей представляется целесообразным, по крайней мере, в педагогическом отношении. Соответственно следует строить лекцию. Думается, что наилучшим вариантом является изложение материала в такой последовательности: гладкомышечная ткань мезенхимного происхождения, соматическая поперечно-полосатая мышечная ткань и мышечная ткань эпителиального происхождения. Очевидно, что при характеристике последней группы основное внимание уделяется поперечно-полосатой мышечной ткани миокарда, но упоминание других видов мышечных структур эпителиального происхождения, входящих в эту группу, представляется совершенно обязательным.

Применительно к каждой из названных трех групп дается материал по генезу и гистофизиологии мышечной ткани. Практически хорошим вариантом является экскурс в область филогенеза на примере беспозвоночных вторичноротых, лучше всего кишечнополостных. Именно на примере этих животных очень удобно показать первое появление сократимых структур, связанных с эктодермальной закладкой. В таком случае при изложении материала по отдельным группам мышечных тканей лектор ограничивается лишь упоминанием их онтогенетических источников.

Изложение материала, относящегося к **гладкомышечной ткани мезенхимного происхождения,** не отнимает много времени. Развитие ее из мезенхимы, достаточно известной слушателям из ранее прослушанных лекций и практических занятий, как и морфология, легко усваиваются студентами. Вопросы физиологии мышечного сокращения (разумеется, в крайне ограниченных пределах) предпочтительнее давать при изложении морфологии поперечно-полосатой соматической мускулатуры.

Наиболее сложным для лектора, с моей точки зрения, является вопрос о наличии промежуточного вещества в гладкомышечной ткани. Вопрос о том, способна ли гладкомышечная клетка к выработке промежуточного вещества, в том числе и волокнистых структур, решается в настоящее время положительно, и упоминать об

этом необходимо. Однако это сейчас же ставит вопрос о взаимоотношениях мышечной и рыхлой волокнистой соединительной тканей. Надо быть готовым к ответу на вопрос о правомерности выделения гладкомышечной ткани мезенхимного происхождения из группы соединительных тканей, коль скоро они имеют общий генез, а молодые фибробласты могут преобразовываться в сократимые элементы. Вопрос этот встает перед лектором или при изложении морфологии, или при рассказе о физиологической и репаративной регенерации гладкомышечной ткани. Мне представляется, что гладкомышечная ткань — один из выигрышных объектов для того, чтобы проиллюстрировать зависимость морфологии ткани от онтофилогенеза, подчеркнув в то же время функциональную сторону вопроса. Положение о физиологической обусловленности процесса онтогенеза на примере гладкомышечной ткани может быть показано особенно хорошо.

Взаимоотношения гладкомышечной и рыхлой волокнистой соединительной ткани могут быть использованы как пример взаимодействия иерархически различных систем организма. В качестве такого примера я использую описанное некоторыми авторами образование в соединительной ткани амниона некоторых млекопитающих структур, морфологически подобных гладкомышечным клеткам, как проявление тенденции клеток к дивергенции. Однако механизмы иерархически высшей системы подавляют появление подобных соматических мутаций как бесполезных с точки зрения функциональных параметров ткани: такие гладкомышечные элементы не размножаются и в процессе развития оболочки исчезают.

При упоминании о регенерационных потенциях гладкомышечной ткани можно обратить внимание на ее сходство в этом отношении с фибробластами рыхлой волокнистой соединительной ткани. Гладкомышечные клетки также способны к размножению путем митоза, а на более поздних стадиях — амитоза. Их источником может быть и соединительная ткань, в частности, адвентициальные клетки.

Поперечно-полосатая соматическая мышечная ткань (анимальная) в морфологическом отношении наиболее сложна для лектора. Обилие фактического материала и неподготовленность аудитории к восприятию его физиологических аспектов (особенно биохимических) заставляют возвращаться к вопросам морфологии поперечнополосатой мышечной ткани при чтении микроскопической анатомии. В данной лекции предпочтительно ограничиться кратким изложением морфологических данных с тем, чтобы закрепить в памяти студента главные особенности ткани — ее симпластический характер и строение миофибрилл. Привлечение электронномикроскопических материалов лучше ограничить характеристикой дисков и инофрагм, не вдаваясь в такие детали, как ультраструктура и топо-

графия пластинчатого аппарата, ультраструктурная характеристика миофибрилл при сокращении и в расслабленном состоянии и т. д. Больше внимания следует уделить гистохимическим данным, так как характеристика энергетического обеспечения мышечной деятельности представляется совершенно необходимой. При этом приобретают определенный функциональный смысл и электронномикроскопические данные, относящиеся к митохондриям. Под этим же углом зрения характеризуются белые (проворные) и красные (мешкотные) мышечные волокна. При таком изложении материала студент получает ясное представление о симпластическом характере структурной единицы ткани, общем строении волокна, обуславливающем продольную исчерченность и поперечную полосатость, строении миофибрилл (инокомма) и морфологических параметрах энергетики мышечного волокна.

Вопросам гистогенеза и регенерации поперечно-полосатой мышечной ткани необходимо, учитывая прежде всего практическую значимость вопроса, отвести значительно больше времени, чем развитию и регенерации гладко-мышечных клеток. Можно ограничиться кратким упоминанием основных фаз преобразования клеток мезодермы в симпластическое волокно, но вопросам репаративной регенерации и факторам, оказывающим на нее влияние, следует уделить особое внимание. Эта проблема разработана А. Н. Студитским [1], в книге которого лектор может почерпнуть не только ясное представление об этапах репаративной регенерации поперечно-полосатой мышечной ткани и факторах, влияющих на нее, но много увлекательных и хорошо запоминающихся примеров.

Особое значение имеет вопрос о конкурентных взаимоотношениях поперечно-полосатой мышечной ткани и рыхлой соединительной при регенерации. Если при чтении курса микроскопической анатомии не выделяется специальная лекция по органам движения (а такое выделение, на мой взгляд, предпочтительно), то в данной лекции следует говорить о том, что при репаративной регенерации образование соединительнотканного рубца может затормозить восстановление мышцы. В таком случае полезно упоминание о возможных факторах направленного воздействия на межтканевые взаимоотношения в условиях репаративной регенерации мышцы.

По понятным соображениям при изложении материала, относящегося к третьей группе — **эпителиальных мышечных тканей,** главное место отводится мышечной ткани сердца. Недостаток времени не позволяет подробно характеризовать мионевральные и миоэктодермальные гладкомышечные клетки. Учитывая возможность (и необходимость) вернуться к этому вопросу в лекциях по органам

---

[1] Студитский А. Н. и Стриганова А. Р. Восстановительные процессы в скелетной мускулатуре. М., 1951.

чувств, полости рта и коже, достаточно назвать лишь главные морфологические параметры этих видов мышечной ткани.

Представляется, что подробное описание поперечно-полосатой мышечной ткани сердца предпочтительнее давать в лекции, посвященной этому органу. Однако задачи, которые стоят перед преподавателем при чтении курса общей гистологии, обязывают в том или ином объеме привести данные, касающиеся развития и морфологии сердечной мышечной ткани. Необходимо дать представление об ее гистогенезе, подчеркнув эпителиальный характер висцерального листка мезодермы, частью которого является миоэпикардиальная пластинка. Морфологическую характеристику можно ограничить указанием на то, что единицей этой ткани является сегмент, причем отдельные сегменты с помощью вставочных пластинок и анастамозов связаны друг с другом в единую сеть, что обеспечивает бесперебойность и синхронность сокращения миокарда; также кратко характеризуются другие особенности сердечной поперечно-полосатой мышечной ткани, отличающие ее от соматической. Такие особенности, как строение мышечной ткани в различных отделах сердца, ее взаимоотношения с соединительной тканью, атипические волокна,— предмет лекции по микроскопической анатомии.

ЧАСТНАЯ ГИСТОЛОГИЯ

ВСТУПИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ К КУРСУ МИКРОСКОПИЧЕСКОЙ АНАТОМИИ

Микроскопической анатомии, по понятным соображениям, отводится бóльшая часть курса. Тем не менее, как показывает опыт, изложить в течение лекционного курса материалы по всем органам, которые необходимо изучить, практически невозможно. Попытки такого рода неизбежно приведут к передаче чисто морфологической информации и не оставят времени для оценки гистофизиологических параметров с позиций собственных научных представлений лектора. Предпочтительнее поэтому читать избранные лекции, относящиеся к наиболее сложным в теоретическом отношении разделам, и, насколько это возможно, совпадающим с научными интересами лектора. В этой связи особое значение приобретает вводная часть к микроскопической анатомии, призванная познакомить студента с основными параметрами, которые необходимо выяснить применительно к любому органу, иными словами — дать студенту систему изучения микроскопического строения органов.

Во вступлении к разделу, после обычных замечаний о его исключительной важности для медицинского образования, следует напомнить студентам уже упомянутую во вводной лекции иерархию биологических систем организма. В данном случае характеризуются на каком-либо примере функциональные особенности органов и систем органов.

Надо подчеркнуть далее, что раньше чем изучать морфологию какого-либо органа, надо четко представлять его функцию (это правило справедливо для любой биологической системы). Начиная курс микроскопической анатомии, студент должен отдавать себе отчет в том, что ему придется в процессе изучения структуры выяснять морфологический субстрат тех или иных отправлений органа, поэтому общее представление о его функции совершенно необходимо.

Четкое определение параметров, которые должны быть изучены по отношению к любому органу, по моему мнению, совершенно обязательно. Можно назвать их в такой последовательности:

1. Особенности архитектуры органа на макромикроскопическом и микроскопическом уровнях.

2. Характеристика паренхимы (в широком понимании этого термина).

3. Особенности соединительной ткани органа.

4. Характеристика межтканевых взаимоотношений.

5. Васкуляризация и иннервация органа (на макромикроскопическом уровне).

6. Развитие органа (частная эмбриология человека).

Расшифровка содержания каждого из названных показателей с использованием какого-либо сравнительно простого примера с самого начала дает студенту представление о том, на что следует обращать внимание при изучении любого органа.

Архитектура органа на макромикроскопическом уровне должна быть характеризована после обязательного, хотя бы и очень краткого упоминания макроскопических особенностей органа. Указав, например, что в курсе анатомии говорилось (или будет сказано) о том, что орган состоит из стольких-то долей или других анатомических деталей, лектор дает свой материал, по существу углубляя уже имеющиеся сведения по морфологии органа. Такая преемственность помогает в создании целостного представления о строении органа, что по отношению к некоторым (головной мозг, трубчатая кость и др.) имеет большое значение.

Возможны три основных архитектурных варианта строения органов: дольчатое, свойственное таким паренхиматозным органам, как печень, семенник и др.; пучковое (сухожилия, соматическая мускулатура) и слоистое (пищеварительный тракт, сосуды и т. д.). На примере таких органов, как селезенка или некоторые отделы центральной нервной системы, лектор легко может иллюстрировать относительность названной системы и наличие переходных форм между указанными архитектурными типами.

При характеристике **паренхимы** важно прежде всего дать ясное представление о том, что в любом органе существует «рабочая» ткань, выполняющая его основную функцию (эпителий, мышечные или нервные элементы) и ткань, обеспечивающая бесперебойную работу первой (соединительная ткань). Совершенно очевидно, что дать какие бы то ни было систематические характеристики паренхиматозных клеток невозможно: можно говорить только о двух видах их деятельности: движение и секреция. Для лектора открываются широкие возможности: можно вернуться к цитологии, где разбирались вопросы механизма той или иной особенности секреторного процесса (синтез соединений — печень, экскреция — почка и т. д.) или биофизики (механизм сокращения). Мне представляется, что в этой лекции лучше опустить вопросы, связанные с сократительной деятельностью клетки (этот материал предпочтительнее давать на лекции, посвященной органам движения), и сосредоточить

внимание на особенностях специфического синтеза белков в связи с геномом клетки.

Неизмеримо сложнее вопрос об **органных особенностях соединительной ткани.** До сих пор нет не только обоснованной классификации соединительной ткани с этой точки зрения, но и достаточно полной характеристики органных особенностей рыхлой волокнистой соединительной ткани. Ю. И. Афанасьев[1] попытался систематизировать соединительную ткань органов по принципу степени сближения с паренхимой, вложив в эту классификацию термодинамический смысл. С этой точки зрения соединительную ткань печени, почек, легких и других подобных органов следует отнести в одну группу, где сама функция органа неизбежно предполагает максимальное приближение крови к паренхиме и наиболее благоприятные условия обмена с внешней, по отношению к паренхиме, средой обитания. По-видимому, ко второй группе, где паренхима и кровь разделены значительной прослойкой, следует отнести соединительную ткань, выполняющую в основном опорную функцию (соединительная ткань кожи, сосудисто-нервных пучков и т. д.). В этой классификации есть много уязвимых мест. Прежде всего это относится к органам, соединительная ткань которых в равной мере выполняет и ту и другую функции. Тем не менее в настоящее время попытка Ю. И. Афанасьева подойти с функциональной и термодинамической позиций к оценке органо-специфических особенностей соединительной ткани является единственной и имеющей законное право на существование. Во всяком случае указание на термодинамические параметры соединительной ткани применительно к каждому данному органу значительно облегчает задачу лектора.

Приняв за основу эти общие представления Ю. И. Афанасьева, лектор, характеризуя органную специфику соединительной ткани, мог бы предложить вниманию слушателей следующие конкретные показатели:

1. Обеспечение информации действия.
2. Обеспечение информации структуры.
3. Обеспечение доставки энергетических продуктов.
4. Обеспечение доставки пластических веществ.
5. Обеспечение структурного (в том числе и иммуноструктурного) гомеостаза.
6. Обеспечение механической связи элементов системы (опорная функция).
7. Защитная функция.

Поставив перед слушателями вопрос об оценке этих функцио-

---

[1] Афанасьев Ю. И., Котовский Е. Ф., Королев В. В., Шаповалов Ю. Н. Об органной специфичности и реактивности соединительной ткани. В кн.: «Гистофизиология соединительной ткани». Новосибирск, 1972, стр. 76.

нальных показателей соединительной ткани, лектор легко добьется правильного подхода студента к материалу, касающемуся особенностей стромы каждого органа. Очень важно подобрать примеры, на которых иллюстрировать названные показатели соединительной ткани (кожа и какая-либо железа и др.).

Вопросам **межтканевых взаимоотношений** следует уделить особое внимание. Мне думается, что, ведя речь об этой стороне микроскопической анатомии, необходимо обратиться к работам и высказываниям И. И. Мечникова и А. А. Заварзина. Известная теория фагоцителлы И. И. Мечникова дает достаточно материала для постановки вопроса о межтканевых взаимоотношениях. Высказывание А. А. Заварзина — «Следует уже априорно заключить, что между пограничными тканями и тканями внутренней среды в процессе эволюции должны были выработаться теснейшие взаимоотношения, обеспечивающие специфичность обмена каждой из этих систем»[1] — лектор должен комментировать с позиций современных представлений о взаимоотношениях в биологической системе кровь — стенка сосуда — соединительная ткань — паренхима. Хотелось бы надеяться, что лектор сможет почерпнуть в этой связи для себя некоторые сведения из книги, выдержки из которой ниже приводятся с исправлениями и дополнениями[2].

В биологических системах, которые совершают работу лишь за счет постоянного разрушения своей структуры и постоянного его восстановления, т. е. подчиняются закону Бауэра — принципам «устойчивого неравновесия» и «эффекта максимума внешней работы», соединительная ткань выполняет более сложные функции. Это относится и к механизмам проведения информации структуры, и механизмам энергетического обеспечения. Возникает, кроме того, необходимость постоянного притока ко всем элементам биологической системы пластического материала, который необходим для процессов постоянного синтеза и восстановления развивающихся и разрушающихся структур.

Во взаимоотношениях стромы и паренхимы обе эти функции обозначаются, как трофическая функция соединительной ткани. Регуляция этой функции на организменном уровне осуществляется нейрогормональной системой. В то же время особенности этой функции в каждом данном участке органа определяются специальными потребностями клеток паренхимы.

Хорошо известно, что доставка рабочим тканям всех необходимых энергетических и пластических веществ осуществляется по-

---

[1] Заварзин А. А. Очерки эволюционной гистологии крови и соединительной ткани. М.—Л., 1947, стр. 3.

[2] Казначеев В. П., Субботин М. Я. Этюды к теории общей патологии. Новосибирск, 1971.

стоянно циркулирующей кровью. Переход их в ткани происходит в кровеносных капиллярах. Далее, через соединительную ткань, эти вещества поступают в клетки паренхимы. Эта сложная система трофического обеспечения является результатом длительной эволюции. Высокая специализация клеток паренхимы обеспечивает «эффект максимума внешней работы» эволюционирующих сложных многоклеточных организмов. Вместе с тем, процесс дифференцировки паренхиматозных клеток так изменяет их морфофизиологическое состояние, что само их существование становится возможным только при определенных параметрах внутренней среды системы. Известна высокая чувствительность специализированных клеток к недостатку кислорода, глюкозы и т. д. В связи с этим система межклеточных щелей, по которым протекала тканевая жидкость, сменилась в процессе эволюции системой незамкнутого, а затем замкнутого кровообращения, создающего оптимальные условия трофического обеспечения паренхимы.

По-видимому, именно здесь лектор должен познакомить слушателей с представлениями Э. Бауэра[1] об основном биологическом законе — принципе устойчивого неравновесия.

Вниманию студента предлагается далее некая обобщенная схема гистофизиологии системы, включающей кровь, стенку капилляра, соединительную ткань и паренхиму (рис. 1). Взаимосвязь названных звеньев системы может осуществляться или непосредственно между кровью и паренхимой (1а) или при активном участии эндотелия сосудов (1б). И в том и другом случае связь происходит через промежуточное вещество, но без участия клеток соединительной ткани. Система может функционировать с активным участием тучных клеток (2а, 3) и фибробластов (2б, 3) или с участием этих элементов и эндотелия (3а, 3; 3б, 3).

Периферическая кровь отличается от тех общих показателей, которые были даны ранее в курсе общей гистологии. В каждом данном микрорайоне происходит специфический и только ему свойственный обмен веществ, и, естественно, кровь, протекающая через орган, имеет свои особенности. Это хорошо можно демонстрировать на примере печени или почки. Очень выигрышно упоминание об артериовенозной разнице в разных органах. Приведенные на лекции таблица или диапозитив, или просто пара цифр, названных лектором, хорошо запоминаются; во всяком случае, слушатель твердо усваивает особенности периферической крови, свойственные каждому данному органу.

---

[1] Бауэр Э. С. Теоретическая биология. М.—Л. 1935. Он же. Принцип устойчивого неравновесия. Приложение к кн. В. П. Казначеева, М. Я. Субботина «Этюды к теории общей патологии». Новосибирск, 1971, стр. 188.

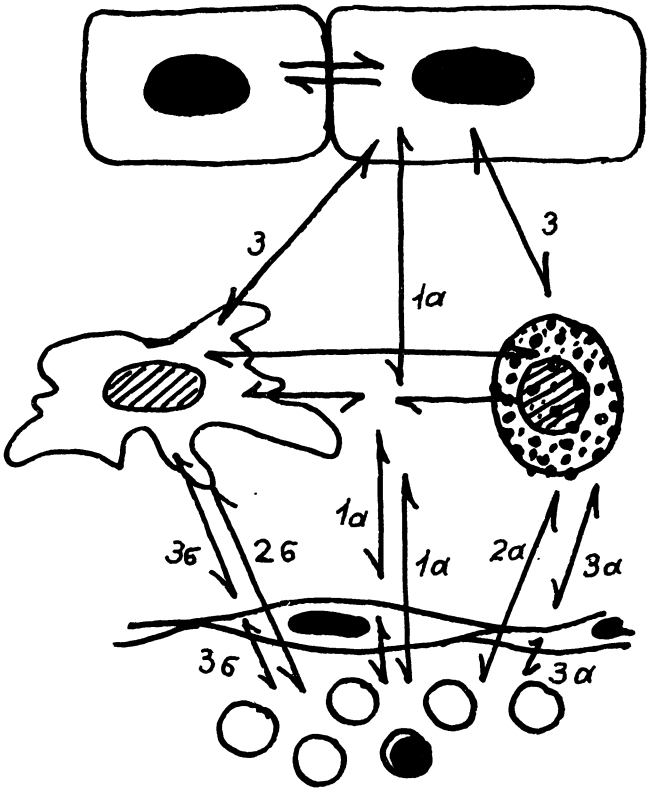


Рис. 1. Схема простейших взаимоотношений в системе кровь — соединительная ткань — паренхима. Объяснение в тексте.

Вряд ли стоит в системе микрорайона раздельно говорить о сосудистой стенке и окружающей ее соединительной ткани. По существу стенка сосуда (капилляра, по крайней мере) является соединительной тканью. В какой-то степени стоит выделить эндотелий, напомнив о том, что его подробная характеристика была дана при изложении основ общей гистологии. При упоминании перикапиллярной зоны, по существу, имеется в виду соединительная ткань. В этом смысле следует понимать приводимый ниже отрывок из упомянутой выше книги:

«В обобщенном виде перикапиллярная зона представлена соединительной тканью, структура которой имеет выраженные органные особенности. Среди ее клеток необходимо выделить элементы фибробластического ряда, где преобладают молодые малодиффе-

ренцированные формы (адвентициальные клетки), тучные клетки, макрофаги и лимфоциты. С фибробластами связана выработка аморфного промежуточного вещества, которое (количество, состав и полимерность кислых мукополисахаридов) определяет проницаемость соединительной ткани. Особая роль в регуляции этой функции принадлежит тучным клеткам, которые по принципу обратной связи с помощью секретируемых ими веществ (гистамин, гепарин и гепариноиды, серотонин) поддерживают определенный уровень проницаемости. Необходимо сказать, что эта функция в целом определяется и направляется потребностями клеток паренхимы. Можно считать доказанным, что в физиологических условиях из крови в перикапиллярное пространство происходит постоянное перемещение белков, которые, вероятно, являются основным источником пластического азота для клеток паренхимы после расщепления их в перикапиллярном пространстве до определенного уровня. Степень их расщепления обеспечивает клетки необходимым количеством как аминокислот, так и пептидов, т. е. «стандартных белков», усвоение которых клетками термодинамически более эффективно».

Разумеется, не имеет смысла излагать студентам на лекции приводимые данные: для их условия нужно знание по крайней мере основ биохимии, которую они еще не изучили. Но лектору, читающему раздел межтканевых взаимоотношений, знать все биохимические аспекты проблемы, в том числе и приведенные представления (спорные, конечно) о проницаемости соединительной ткани и стенки капилляра, совершенно необходимо. Упоминание цитированных представлений должно быть обязательно предварено кратким изложением содержания классических работ Старлинга и Крога по обмену веществ между капиллярами и окружающими их тканями.

Вопрос об участии в регуляции деятельности системы кровь — паренхима самих паренхиматозных клеток мало разработан. Известно, тем не менее, что в некоторых органах (печень, миокард и некоторые другие) «рабочая» ткань вырабатывает и секернирует в промежуточное вещество соединительной ткани ферменты типа гиалуронидаз, дополимеризирующие мукополисахаридный ее компонент. По отношению к некоторым органам эта обратная связь точно установлена и может быть проиллюстрирована на примере гепатоцитов и мышечных волокон миокарда[1].

Очень интересную схему взаимоотношений эпителия и соединительной ткани в поджелудочной железе представил К. Гробстайн[2].

---

[1] Целлариус Ю. Г. О роли десмопластических и десмолитических процессов во взаимоотношениях стромы и паренхимы. В кн.: «Морфология процессов адаптации клеток и тканей». М., 1971, стр. 17—20.

[2] Grobstein C. Developmental significance of interface materials in epitheliomesenchimal interaction, in «Epithelial — Mesenchimal Interactions», Baltimore, 1968, стр. 173.

Автор полагает, что мезенхима вызывает пролиферацию и специфическую дифференцировку эпителия, последний же, возможно, оказывает влияние на синтез коллагена. Интересно, что сформированная соединительная ткань воздействует на процесс секреции дифференцированного эпителия. Знакомство с исследованиями К. Гробстайна может оказаться очень полезным при подготовке данного раздела лекции.

Весьма вероятно, что именно здесь стоит сказать о выделении таких систем, как «микрорайон» (имея в виду общую систему кровь — паренхиматозная клетка) и «регион», включающий еще и системы регуляции иммуноструктурного гомеостаза [1].

Заключая этот раздел, можно сказать о том, что век целлюлярной патологии Вирхова, так много давшей медицине, заканчивается. Мы находимся сейчас на рубеже, за которым надо провидеть эпоху патологии межтканевых взаимоотношений. Разумеется, это только субъективная точка зрения. Но, придерживаясь ее, лектор может почерпнуть достаточно убедительные примеры из области патологии, которые наверняка заинтересуют слушателей.

«Нарушения функции проницаемости кровеносных капилляров составляют одну из важнейших глав общей патологии. Без раскрытия механизма нарушения проницаемости кровеносных капилляров невозможно понимание, а, следовательно, и успешное лечение таких процессов, как острые и хронические воспаления, аллергические реакции, склерозы, метастазирование злокачественных опухолей и различные дистрофии. Применение современных методик позволяет выявлять ранние функциональные нарушения проницаемости кровеносных капилляров как в сторону ее повышения, так и в сторону понижения. Последнее особенно важно для прогнозирования таких заболеваний, как гипертоническая болезнь и атеросклероз. Усовершенствование техники получения крови, оттекающей из различных органов, позволяет изучить функцию проницаемости в системах, пораженных патологическим процессом. Большой интерес представляет дальнейшее исследование артерио-венозной разницы форменных элементов крови (лейкоцитов); этот метод в сочетании с иммунологическими методами открывает новые перспективы в изучении механизмов иммуноструктурного гомеостаза и его нарушений. Накопленный в литературе обширный материал по проблеме проницаемости в физиологических и патологических условиях нуждается, по нашему мнению, в анализе на новом уровне в свете изложенных

---

[1] Казначеев В. П., Субботин М. Я., Цирельников Н. И. Актуальные вопросы эпителио-мезенхимальных взаимоотношений. В. кн.: «Гистофизиология соединительной ткани». Новосибирск, 1972, стр. 36.

представлений о трофической и иммуноструктурной функции микрорайона».

Васкуляризация и иннервация в курсе гистологии дается лишь применительно к некоторым органам, в тех редких случаях, когда особенности гистофизиологии обязывают прибегнуть к микроскопическому исследованию. Это относится к таким вопросам, как иннервация кишечника или васкуляризация печени и почек. Больше чем где бы то ни было здесь важна преемственность с курсом нормальной анатомии.

Развитие органов (частная эмбриология человека) излагается в курсах анатомии и гистологии. В настоящее время не существует единой системы в распределении этого материала между кафедрами, и часто решающим моментом являются научные интересы коллективов. Очевидно, конечно, что развитие зуба или глаза читается в курсе гистологии, так как требует применения микроскопической техники; формирование черепа и поздние стадии развития сердца удобнее изучать в курс нормальной анатомии. Тем не менее во введении в курсе микроскопической анатомии следует сказать слушателям, что при изучении органа необходимо ясно представлять себе его органогенез.

Все сказанное является лишь общей схемой, которая может быть взята лектором за основу при изложении курса микроскопической анатомии. Хотелось бы вместе с тем заметить, что ознакомление студента в начале курса (очень кратко, в течение 15—20 минут) с этой схемой очень облегчает ему в дальнейшем систематизацию материалов лекций, практических занятий и учебника.

ПЕЧЕНЬ

Печени чаще всего в лекционном курсе уделяется около 60 мин.; ограниченность времени заставляет обычно объединять в одной лекции материалы по печени и поджелудочной железе. Поэтому задача лектора сводится прежде всего к тому, чтобы правильно выделить узловые вопросы морфофизиологии органа, не вдаваясь в детали, которые студент почерпнет в учебнике. В данном случае придерживаться этого общего правила особенно важно, так как некоторые особенности тонкого строения печени, отражающие ее функциональное состояние, очень выигрышны и могут быть увлекательно изложены. Речь идет, например, об особенностях ультраструктуры гепатоцита, связанных с суточными ритмами синтеза гликогена и секреции желчи, об особенностях и фило-онтогенетическом становлении печеночного кроветворения и т. д.

Печень является жизненно важным органом, и поэтому материал **для вводной части** выгодно взять из области патологии. Вот один из таких вариантов вводной части:

«В одну из московских клиник поступил больной с явными признаками цирроза — заболевания печени, связанного с гибелью паренхимазотных клеток и разрастанием соединительной ткани. Поскольку подобное заболевание может быть связано с хроническим алкогольным отравлением, врач, беседуя с больным, поинтересовался, не злоупотребляет ли он спиртными напитками. Больной, молодой человек, который по своим природным данным мог бы быть спортсменом-тяжеловесом, ответил, что пьет регулярно и изрядно. Он уточнил, что последние года три он выпивает каждый день 2,5—3 литра водки. Видя явное недоверие врача, больной пояснил, что он начал с небольших доз и в течение 5 лет количество потребляемого алкоголя постепенно увеличивал. Недоверие окончательно рассеялось, когда больной скончался и на вскрытии врачи увидели, что вместо крупного плотного, хорошо знакомого вам из курса спланхнологии, органа в брюшной полости находится соединительнотканная тряпка. Действительно, человек буквально пропил свою печень».

После таких вводных слов можно поставить вопрос о функциях органа, который на протяжении нескольких лет мог сопротивляться столь чудовищному воздействию, предохраняя, до известной степени, организм от яда, и о структурах, которые эти функции обеспечивают. Далее следуют очень краткое изложение функциональных параметров органа — участие в углеводном обмене, защитная функция, синтез белков и обезвреживание продуктов азотистого обмена (мочевинообразование), желчеобразование и др. и формулировка главной задачи — выяснить, какие структуры печени обеспечивают столь важную и разнообразную деятельность органа.

Краткое упоминание о **макро-микроскопическом строении** органа предпочтительно сделать с помощью схемы, которую используют кафедры нормальной анатомии. Подача этого материала носит только характер напоминания основных анатомических структур — глиссонова капсула и серозная оболочка, доли печени, ворота печени, желчный пузырь и желчные протоки — и не должна отнимать более 2—3 мин. Более подробно следует дать представление о дольке и междолевой соединительной ткани. Однако и в этом случае нет необходимости делать акцент на особенностях строения соединительной ткани. Можно ограничиться лишь указанием на то, что междольковые трабекулы образованы рыхлой волокнистой соединительной тканью, не одинаково развитой у различных представителей млекопитающих, но у всех содержащей камбиальные элементы; это последнее обстоятельство существенно с точки зрения подготовки слушателя к последующему изучению патологической анатомии печени. Все эти сведения призваны подвести слушателя к понятию о структурной единице печени — печеночной дольке, которая собственно и является главным для гистолога объектом изучения.

По понятным соображениям, дальнейшее изложение материалов по микроструктуре печени невозможно без представления о ее **кровоснабжении.** Как в предыдущем случае, рассказ о системе воротной вены и печеночной артерии до их междольковых ветвей включительно должен носить характер напоминания уже знакомого в значительной части из курса нормальной анатомии материала. Подробнее характеризуются вокругдольковые разветвления артерии и вены и образованные ими внутридольковые капилляры с обязательным упоминанием особенностей протекающей в них крови. Упомянув о том, что капилляры чудесной сети располагаются между пластинками (или балками) печеночной дольки, можно сказать о безмышечной центральной вене и затем схематично довести венозную систему до знакомой студентам нижней полой вены. Пожалуй, уместен только акцент на изолированном положении поддольковой вены, что облегчает студентам изучение препаратов на практических занятиях.

Соединительная ткань печени представлена уже упомянутой ранее рыхлой волокнистой тканью междольковых трабекул, и здесь можно лишь ограничиться повторением сказанных ранее нескольких слов. Гораздо больше внимания надо уделить внутридольковой соединительной ткани и прежде всего звездчатым купферовским клеткам, образующим эндотелиальную выстилку внутридолькового капилляра. Задача лектора в известной степени облегчена тем, что студенты получили в курсе общей гистологии представление о макрофагической (ретикуло-эндотелиальной) системе, и простое напоминание о том, что купферовские клетки являются частью этих систем, вызывает у студентов соответствующие ассоциации. Тем не менее изложение материалов по морфологии и ультраструктуре этих клеток (хотя бы упоминание о микроворсинах), а также сообщение об их способности к фагоцитозу и накоплению коллоидов совершенно необходимо. Необходимо также напомнить, что купферовским клеткам, как вообще любым элементам ретикуло-эндотелиальной системы, свойственна способность преобразования в другие клеточные формы соединительной ткани, хотя в нормальных условиях подобные картины не наблюдаются.

Сложнее вопрос обстоит с промежуточным веществом внутридольковой соединительной ткани. Оно представлено очень узкими пространствами вокруг капилляров (пространство Диссе), в которых находятся жидкое содержимое и сеть ретикулиновых волокон. В педагогическом отношении (да и по существу) как жидкое содержимое пространств, так и ретикулиновые волокна следует рассматривать как промежуточное вещество соединительной ткани, клеточными элементами которой являются купферовские клетки. Во всяком случае бесспорным следует признать, что образование и обновление ретикулиновых волокон происходит при участии купферовско-

го эндотелия, и считать весьма вероятным известную роль его в продукции жидкости пространства Диссе. Не имеет принципиального значения степень вязкости — эта жидкость является аналогом аморфного вещества рыхлой волокнистой соединительной ткани. Поэтому нет оснований в данном случае говорить о двух различных элементах — эндотелии и соединительной ткани. Это уместно по отношению к эндотелию капилляров и рыхлой волокнистой соединительной ткани в тех органах (кожа, мышцы и т. д.), где, по крайней мере, имеются камбиальные элементы собственно соединительной ткани, но не применимо к печени, соединительная ткань которой представлена только межклеточным веществом, являющимся продуктом жизнедеятельности эндотелия.

Паренхима печени представлена печеночными пластинками (балками), состоящими из печеночных клеток — гепатоцитов. После общеморфологической характеристики (многоугольные на срезах клетки с округлым ядром, среди которых много двуядерных элементов, плотно примыкающих друг к другу) целесообразно дать очень краткие сведения, основанные на данных гистохимии и электронной микроскопии. Весьма существенна демонстрация содержания РНК, что прямо указывает на активно идущие здесь процессы синтеза белка и гликогена, отражающего участие гепатоцита в углеводном обмене. Обычно говорят и пишут о жировых включениях, ссылаясь при этом на резкое их увеличение при некоторых патологических состояниях, например, при алкоголизме. Все это, конечно, вполне обосновано, и, если позволяет время, можно привлечь внимание слушателей к вопросу об участии печени в жировом обмене. Но гораздо важнее иллюстрировать изложение результатами ксангидролевой реакции, так как выявление диксантилмочевины наилучшим образом закрепляет в памяти названную в начале лекции мочевинообразовательную функцию печени и связывает ее именно с гепатоцитом.

В настоящее время по-разному решается вопрос о **структурной единице** печени. Наиболее приемлемым, на мой взгляд, является классическое представление о печеночной дольке как системе балок и печеночной балке как трубчатом концевом отделе железы. Рассказ о печеночной балке, сопровождаемый ссылкой на двустороннюю секрецию печеночных клеток и терминологическую особенность наименования просвета (желчный капилляр) концевого отдела, достаточно хорошо подготовлен материалами, изложенными в курсе общей гистологии по эпителию. Однако упоминание других представлений, хотя бы в нескольких словах, является необходимым. Это важно сделать в интересах, прежде всего, преемственности преподавания с курсами нормальной физиологии и патологической анатомии.

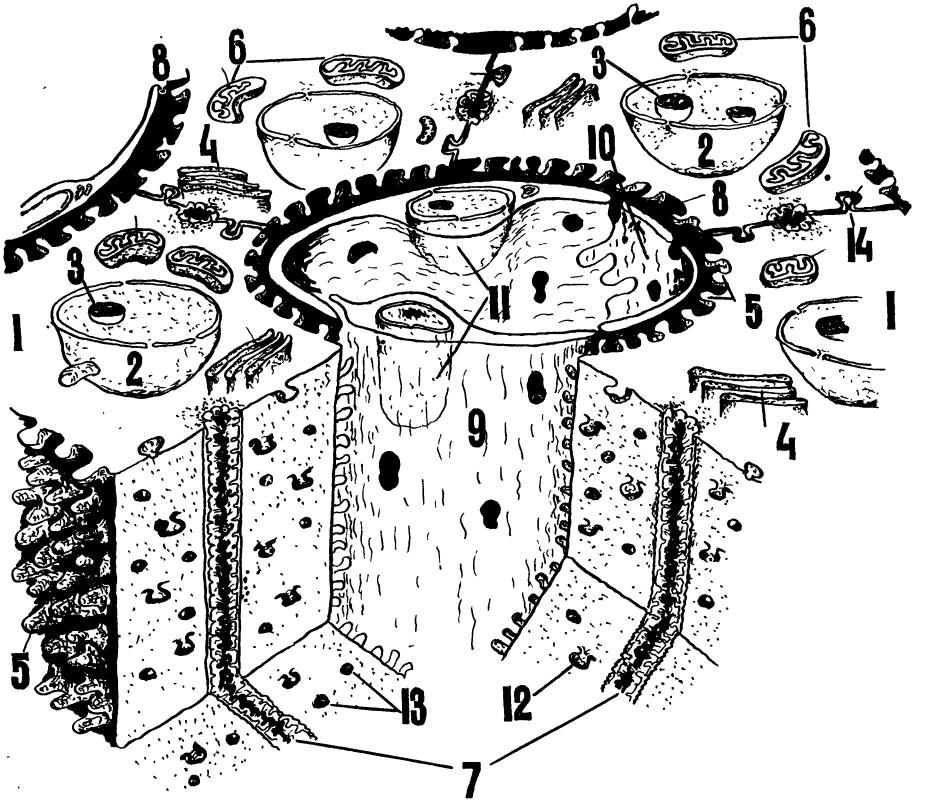


Рис. 2. Ультраструктура печени млекопитающих. По Элиасу и Паули (1960).

1 — печеночные клетки, 2 — ядро печеночной клетки, 3— ядрышко, 4 — эндоплазматичес к и й ретикулум, 5 — микроворсинки, 6 — митохондрии, 7 — желчный ход, 8 — пространство Диссе, 9 — купферовская клетка, 10 — пластинка синусоида, 11 — ядро купферовской клетки, 12 — выпячивание и 13 — вдавление скрепляющего механизма, 14 — скрепляющий механизм.

Изложение представлений Элиаса о функциональном концевом отделе печени уже до известной степени подготовлено упомянутыми выше классическими материалами о печеночной балке. Слушатель уже имеет представление о том, что жизненно важные функции печени связаны не столько с процессами секреции желчи, сколько с обменом веществ между гепатоцитом и кровью. Действительно, с физиологических позиций понятие о концевом отделе как группе печеночных клеток вокруг внутридолькового капилляра (рис. 2) можно считать оправданным. Углеводный обмен, мочевинообразовательная и защитная функции печени связаны с системой кровь — эндотелий капилляра — гепатоцит. Однако следует иметь в виду, что изложение такого понятия о концевом отделе может крайне осложнить усвоение общих представлений о строении желез. Лектор неизбежно вносит поправку в твердо усвоенное различие между эндо- и экзокринными железами — выделение продукта в кровь в первом случае и во внешнюю среду — во втором. Очевидно, что в сложившейся ситуации рассказ о физиологическом концевом отделе Элиаса должен сопровождаться соответствующими оговорками.

Сказанное в равной мере относится и к предложенному Раппопортом представлению о печеночном ацинусе как группе балок, концентрирующихся вокруг септальной вены (рис. 3). Гистофизиологически оно оправдано особенностями крови в пределах этой системы (различные условия кислородного обмена, закономерно меняющиеся по направлению от септальной к центральным венам и др.), характером регенераторных процессов (также закономерно меняющихся в том же направлении) и т. д.

Надо иметь в виду, что такое понимание печеночного ацинуса хорошо согласуется с представлениями о различном происхождении периферических (энтодерма) и центролобулярных (мезенхима) гепатоцитов классической дольки. Использование этих любопытных взглядов было бы вполне уместно, но до настоящего времени нет убедительных доказательств этой гипотезы генеза печеночных клеток. Если принять во внимание, что особенности различных патологических процессов в печени легко укладываются в такое понятие о печеночном ацинусе, то можно понять патологоанатома, обращающегося к схеме Раппопорта при преподавании патоморфологии органа. Вероятно, с этой точки зрения можно считать целесообразным изложение в лекции по микроскопической анатомии, если не развернутой схемы Раппопорта, то, во всяком случае, лежащего в его основе фактического материала как некоторой предпосылки для последующего усвоения особенностей локализации патологических изменений. При этом опять-таки весьма важным представляется подчеркнуть (и подкрепить на практических занятиях), что морфологически структурной единицей печени является печеночная балка — трубчатый концевой отдел железы.

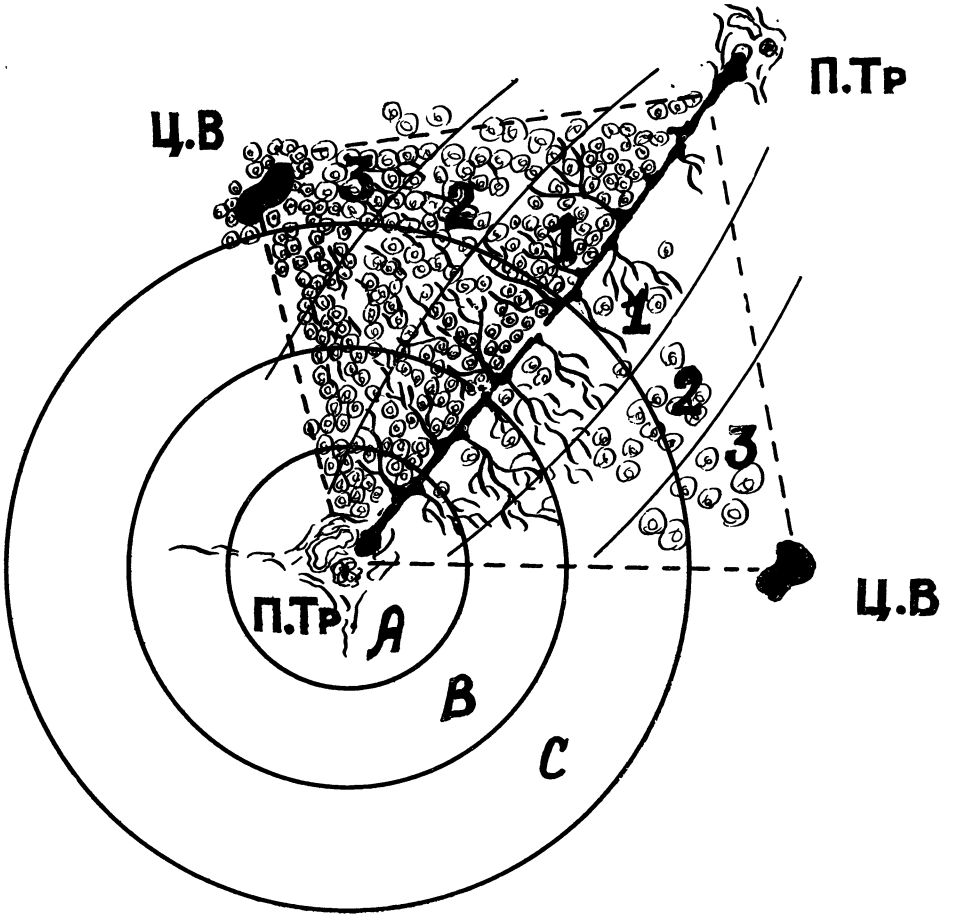


Рис. 3. Путь кровотока в простом печеночном ацинусе. По Раппопорту А. с соавт. (1954). Снабжение кислородом и уровень питания в синусоидах печеночного ацинуса понижается в направлении от зоны 1 к зоне 3.

А — перипортальная область, В и С — промежуточная и периферическая области относительно портального тракта (П. Тр.) Ц.В — центральная вена.

Характеристика **межтканевых взаимоотношений** дается применительно к системе кровь — эндотелий капилляра — соединительная ткань — гепатоцит. Очевидно, регуляция обмена в этой системе обеспечивается, с одной стороны, эндотелием и соединительной тканью, с другой — самими печеночными клетками.

Проницаемость тончайшей мембраны, расположенной между кровью и гепатоцитом, определяется количеством и химическими особенностями аморфной субстанции; до известной степени об этом можно судить по состоянию ретикулиновых волокон. Можно говорить и о том, что выработка промежуточного вещества в данном случае связана с купферовскими клетками.

Обратная связь в системе осуществляется самими печеночными клетками. В настоящее время накоплено достаточно данных, показывающих выработку гепатоцитом муколитических ферментов, в частности, гиалуронидазы. Не подлежат сомнению, таким образом, связь в указанной системе десмопластических и десмолитических процессов, поддерживающих оптимальные условия обмена веществ в названной системе. Уже само отнесение купферовских клеток к ретикуло-эндотелиальной системе, сделанное ранее, позволяет напомнить об их выраженной способности к фагоцитозу и накоплению коллоидов, которые могут оказывать повреждающее действие. Трудно представить, однако, каким образом звездчатая купферовская клетка и тончайшая прослойка соединительной ткани могут предотвратить контакт гепатоцита с повреждающим агентом. Несомненно, раньше всего последний будет контактировать именно с эндотелием, но вряд ли это приведет к полной изоляции гепатоцитов от вредного воздействия. Предположительно можно говорить об информационной роли купферовской клетки, в результате чего гепатоцит оказывается подготовленным к встрече с повреждающим агентом. Но если в какой-то мере допустимо излагать такой взгляд, то на неизбежно возникающий вопрос о механизме такого рода сигнализации в настоящее время ответа нет. Конечно, очень соблазнительно высказать предположение, что подобная информация осуществляется с помощью гепарина. Ранее шла речь о гепарине как об ингибиторе многих ферментов; это позволяет допустить, что в данном случае временное прекращение ферментативных процессов, а стало быть, и обмена с кровью делает гепатоцит «неуязвимым» для гематогенных повреждающих агентов на период, пока они не будут обезврежены или выведены из организма. Но до настоящего времени нет никаких гистохимических данных, указывающих на способность купферовских клеток или вообще каких бы то ни было клеток печени синтезировать гепарин, хотя он впервые был выделен из печени и накапливается в ней при заболеваниях, сопровождающихся резким увеличением тучноклеточного аппарата в организме. Накопленные в настоящее время материалы скорее по-

зволяют думать о способности печени не к синтезу, а к депонированию гепарина или каких-то его предшественников. Возможно, что купферовские клетки активируют гепарин при упомянутых экстремальных ситуациях системы, но все это можно высказать лишь сугубо предположительно.

Вопрос о **регенерации** печени до известной степени был подготовлен упоминанием при изложении кровоснабжения особенностей крови в периферических отделах дольки (или в центральных отделах ацинуса Раппопорта). Лучшие, по сравнению с другими отделами, условия кислородного снабжения — одна из причин более высокой регенераторной способности клеток периферических отделов дольки. Рассказ о способах деления гепатоцитов и полиплоидии можно подкрепить демонстрацией гистограммы содержания ДНК в их ядрах. Следует специально остановиться на проблеме репаративной регенерации печени. Высокую регенераторную способность органа можно показать на примере какой-либо патологии, при которой производится частичная хирургическая коррекция. В условиях Западной Сибири эффективно использование опыта хирургического лечения (кускования) печени — единственного в настоящее время метода лечения больных альвеококкозом — заболевания, бытующего в этом районе. Применяя частичную последовательную резекцию, можно практически удалить почти всю пораженную паренхиму печени, которая в процессе регенерации заменяется нормальной. Замечу попутно, что использование подобных примеров, относящихся к краевой патологии, к методам и проблемам, которые разрабатываются в стенах данного института и т. д., всегда повышает интерес аудитории и способствует запоминанию материала.

Развитие печени освещается в курсе нормальной анатомии. При изучении общей гистологии лектор затрагивает кратко вопрос о кроветворной функции печени. В данной лекции совершенно необходимо напомнить слушателям изложенный ранее материал об особенностях соединительной ткани эмбриональной печени, связанных с ее кроветворной функцией на этом этапе онтогенеза. Нужно учитывать, однако, что в эмбриогенезе печень прежде всего является органом синтеза эмбриоспецифических белков, и эта ее функция представляется не менее существенной, чем кровотворная. У человека и животных, плацента которых относится к 1-му типу (по гистофизиологической классификации) или к гемо- и вазохориальным плацентам (по классификации О. Гроссера), из материнского кровеносного русла поступают в основном аминокислоты; белковый синтез осуществляется в хорионе, а в последнем триместре беременности и в печени эмбриона. Это обстоятельство необходимо учитывать при изложении материала по развитию печени. После краткого напоминания анатомических сведений и ссылки на материалы, которые давались в курсе общей гистологии, необходимо, пользуясь схемой

эмбрионального кровообращения, обратить внимание студентов на эту синтетическую функцию печени у человека.

ОРГАНЫ ЧУВСТВ

Органам чувств обычно отводится в медицинских институтах две лекции, что позволяет в необходимом объеме дать слушателям фактический материал по гистофизиологии органа зрения, обоняния, слуха и равновесия и органа вкуса. Мне представляется более целесообразным сократить число объектов (или объем фактического материала по каждому из них), уделив по меньшей мере 45 минут, а еще лучше полностью одну лекцию вопросам взаимосвязи рецепторных полей с другими звеньями анализатора, классификации органов чувств, их значению для ориентации во внешней среде и для бионических целей.

Один из удачных, на мой взгляд, вариантов **вводной части,** призванной указать на главную задачу раздела и привлечь внимание слушателей,— ссылка на огромное количество сигналов, которые могут восприниматься органами чувств из окружающей среды и очень широкий их диапазон. Можно это сделать, скажем, на примере органа слуха различных животных, способных принимать сигналы в пределах от ультра- до инфразвука. Упоминание летучей мыши, ее способности генерировать ультразвуковые сигналы и создавать с помощью отраженной волны представление об объекте наверняка заинтересует слушателей. Весьма убедительным и увлекательным примером может быть ссылка на различные бионические устройства, в которых использованы принципы действия органов чувств.

Весьма выигрышным является рассказ о приборе, созданном по принципу фасеточных глаз насекомых. Как известно, своеобразие фасеточного глаза, при всех его недостатках (с нашей точки зрения), позволяет насекомому с поразительной быстротой и точностью определять скорость перемещения предмета в поле зрения. Построенные по этому принципу приборы в несколько десятков раз повысили точность локации скорости перемещающегося предмета. Трудно переоценить значение такого рода плагиата у природы! Можно воспользоваться и другим примером, касающимся той же летучей мыши. Напомнив студентам, что летучая мышь способна посылать вперед поток ультразвуковых волн, и получив с отраженной волной представление о том, что перед ней находится — дерево или хищник (от которого следует бежать) или ночное насекомое (на которое нужно напасть), может попасть в необычную ситуацию. Есть ночные насекомые, величина которых примерно соответствует

величине обычной моли, для которых летучая мышь не очень опасна. Оказывается, у этих мелких насекомых имеется орган чувств, не только воспринимающий ультразвуковые волны, генерированные летучей мышью, но и искажающий ответ на них и притом таким образом, что нападающий получает представление о жертве, как об опасном предмете, от которого следует немедленно спасаться. В литературе, посвященной проблемам бионики, можно немало почерпнуть подобных примеров. Много дает их и медицинская практика. Рассказ о возможностях общения с окружающей средой слепоглухонемых людей не менее эффективно характеризует орган осязания. Можно сослаться и на различную реакцию органов чувств при экстремальных ситуациях. В. В. Подвысоцкий[1] писал, что умирающий раньше всего утрачивает обоняние, в то время как слух теряется в последнюю очередь. В. Подвысоцкий рекомендовал врачу всегда иметь это в виду при обсуждении у постели умирающего его положения.

Заключая вводную часть лекции, необходимо поставить вопрос: зачем понадобилось природе создавать приборы со столь высокой чувствительностью и селективностью? Единственно мыслимый ответ: чтобы выжить в сложной среде обитания (сложной в пространственном и временно́м отношениях), природа должна была создать аппараты, которые давали бы точную информацию биологической системе, перерабатывали ее и передавали на рабочий орган, давая одновременно указание на принятие соответствующего решения. Именно с этих позиций и надо говорить о гистофизиологической сложности органов чувств[2].

Такое заключение позволяет вместе с тем характеризовать орган чувств — рецептор или рецепторное поле — как часть очень сложного анализатора и дать обобщенную схему последнего.

Здесь или позднее, после общих замечаний по органам чувств, можно привлечь внимание аудитории к реальности представлений об окружающей среде, которые человек получает с помощью органов чувств, иначе к вопросу о достоверности получаемой им информации. Совершенно очевидна ограниченность возможноостей орга-

---

[1] Подвысоцкий В. В. Основы общей и экспериментальной патологии. Изд. 4-е. СПБ, 1905.

[2] В большинстве случаев при таком построении лекции студенты задают себе (а в письменной форме лектору) вопрос о том, что представляет собой телепатия, ее механизмы, морфологический субстрат и т. д. С моей точки зрения, здесь не место для компромиссных ответов: следует прямо сказать, что эта гипотеза не имеет под собой ни теоретической (хотя бы и сугубо гипотетической) основы, ни тем более каких-либо фактических доказательств. Надо всячески способствовать развитию эвристического мышления у студента, но только не на этом примере. Это не относится, разумеется, к представлениям А. Г. Гурвича и его последователей об информативном значении сверхслабых световых потоков в биологических системах.

нов чувств человека и животных. Сетчатка глаза улавливает электромагнитные колебания лишь в строго определенной, видимой части спектра. Можно назвать представителей животного мира, которые вообще лишены аппарата различения длин электромагнитных волн — колбочек и не обладают поэтому цветным зрением. Человек не воспринимает запахи пахучих веществ в концентрациях, которых вполне достаточно, чтобы вызвать реакцию обонятельного рецептора у собаки; собака и некоторые другие животные реагируют и на такие вещества, которые для человека вообще не имеют запаха. Примеров подобного рода можно назвать сколько угодно. Вполне справедливо утверждение К. Уоддингтона, что «человек под действием естественного отбора стал таким, что он умеет обнаружить в каждом событии именно то, что ему важно знать»[1]. Это можно показать на очень простом примере: продемонстрировать снимок листа белой писчей бумаги, сделанный при слабом увеличении микроскопа, и поставить вопрос — какая необходимость для использования бумаги по прямому назначению знать, что она представляет собой густую сеть причудливо переплетенных волоконец? Между тем чувствительность сетчатой оболочки глаза допускает получение подобной информации. Легко представить себе, с какой лавиной звуков, разнообразия цветовых сочетаний, с каким обилием различных запахов столкнулся бы человек, если бы его анализаторы не были снабжены пороговым блоком. Как на фоне такого изобилия шумов и помех получать действительно необходимую информацию? И в процессе эволюции возникли механизмы, ограничивающие восприятие информации только той, которая необходима, чтобы обеспечить максимум эффекта внешней работы против среды. Так дело обстоит во всем животном мире. Но человек получает информацию о явлениях, недоступных его органам чувств, с помощью созданных им специальных приборов, в упомянутом выше примере — с помощью микроскопа; так создались представления об инфракрасном и ультрафиолетовом диапазоне, радиоволнах, ультразвуковых волнах и т. д., хотя анализаторы на них и не реагируют. Однако в этом случае возникает дополнительное осложнение, не меняет ли наблюдение с помощью прибора (или даже без него) сам объект исследования (принцип неопределенности Гейзенберга)? Словом, является ли картина, которую мы получаем с помощью непосредственного восприятия органами чувств или при использовании соответствующей аппаратуры, картиной реально существующего мира? Решение этой гносеологической проблемы дает теория познания диалектического материализма. Введение критерия практики в теорию познания позволяет утверждать реальность картины мира, который по-

[1] Уоддингтон К. Х. Основные биологические концепции. В кн.: «На пути к теоретической биологии». М., 1970, стр. 11

знается с помощью органов чувств и логического мышления. «От живого созерцания к абстрактному мышлению и от него к практике — таков диалектический путь познания истины — познания объективной реальности»[1]. Это положение необходимо сопроводить соответствующими примерами.

Классификация органов чувств должна быть дана в двух планах: фило-онтогенетическом и функциональном.

Фило-онтогенетический подход позволяет разделить рецепторы на две группы: мозгового и местного происхождения. Перед лектором открываются широкие возможности использовать существующие представления (Е. К. Сепп)[2] о связи возникновения органов чувств с эволюционным формированием отделов головного мозга. Проще всего, конечно, сказать о как бы выдвинутых на периферию нервных клетках (орган зрения и орган обоняния), которые собственно и являются рецепторами. Далее можно говорить об органе вкуса как классическом примере трансформации эпителиальных клеток в чувствительные. Подкрепив все это ссылкой на нервные ганглии, присутствующие во втором случае и отсутствующие в первом, лектор получает возможность в гистофизиологическом плане говорить о единстве систем взаимосвязи организма с внешней средой, независимо от их происхождения. Здесь может быть рекомендовано обращение к известным работам И. И. Мечникова и А. А. Заварзина, которые указали на выделение «чувствующих клеток» из генетически различных зачатков в филогенезе.

Общую оценку органов чувств необходимо дать и с чисто функциональной позиции — с точки зрения характера контакта с объемом. В этом свете можно говорить о контактных и дистантных рецепторах, относя к первым орган вкуса и осязания, а органы зрения, слуха и обоняния — ко вторым. Действительно, чтобы получить представление о вкусе незнакомого фрукта, его нужно привести в непосредственный контакт с вкусовыми луковицами языка. С другой стороны, рецепторы органа обоняния дадут информацию о предмете и в том случае, если он не вошел в непосредственное соприкосновение с их периферической частью. Надо иметь в виду, что студенты понимают основы физики, и некоторым странным кажется, например, что при восприятии запаха нет непосредственного контакта раздражающего объекта (в данном случае молекулы пахучего вещества) с воспринимающим органом. По отношению к органу зрения мне не раз приходилось получать от студентов записки с просьбой объяснить, входит или не входит в контакт с сетчаткой глаза фотон (а если он входит в непосредственный контакт, то в

[1] Ленин В. И. Философские тетради. 1947, стр. 146—147.

[2] Сепп Е. К. История развития нервной системы позвоночных. М., 1949.

чем тут принципиальное отличие от контакгного рецептора). Разумеется, вопрос наивен, но лучше сразу же объяснить аудитории, что речь идет только о расстоянии от объекта, на котором улавливается необходимая информация о нем.

Более сложной задачей является общая характеристика органов чувств как периферической части анализатора.

Некоторые общие параметры органов чувств могут быть даны слушателям с позиций представлений о рецептивных сетях и рецептивных полях. Надо иметь в виду, что студенты получают сведения о началах высшей математики в средней школе, поэтому до известной степени лектор может оперировать математической терминологией, давая количественные оценки общих гистофизиологических характеристик органов чувств. В качестве одного из возможных вариантов можно рекомендовать использовать схему рецептивных полей, предложенную Л. Е. Пинчуком и М. П. Цапенко (рис. 4). Такой подход позволит дать студентам понятие о единой структурно-функциональной единице рецепторных полей, общей для органов чувств, и дать ей в известной степени сравнительную математическую оценку. Он позволяет также найти приемлемые для лектора формулировки функциональных характеристик отдельных блоков анализатора[1]. Здесь много спорных вопросов, и для каждого лектора открываются возможности решать их с позиций, которые он считает более правильными. Мне представляется, что выделение порогового блока для любого органа чувств было бы наиболее правильным с точки зрения интересов аудитории медицинского института.

Теперь можно попытаться сопоставить все три подхода по отношению к любому органу чувств. При любом из них это даст представление студенту об общих характеристиках биологической системы, о которой пойдет речь. Студент сам сумеет разобраться в том, на какие именно блоки при чтении учебника по каждому данному разделу ему следует обратить особое внимание.

Как, учитывая сказанное, следовало бы читать лекцию, посвященную органу обоняния?

ОРГАН ОБОНЯНИЯ

Вводная часть. Чудовищная чувствительность обоняния млекопитающих животных (не говоря уже о насекомых) ни с чем не сравнима. Можно сослаться на акул, чувствующих кровь на невероятном расстоянии, и поставить вопрос о том, каким образом реализуется этот способ получения информации. Можно также привести пример одной из наиболее успешных «бионических» систем,

[1] Пинчук Л. Е., Цапенко М. П. Биологические анализаторы и измерительные информационные системы. В кн.: «Проблемы электрометрии». Новосибирск, 1967.

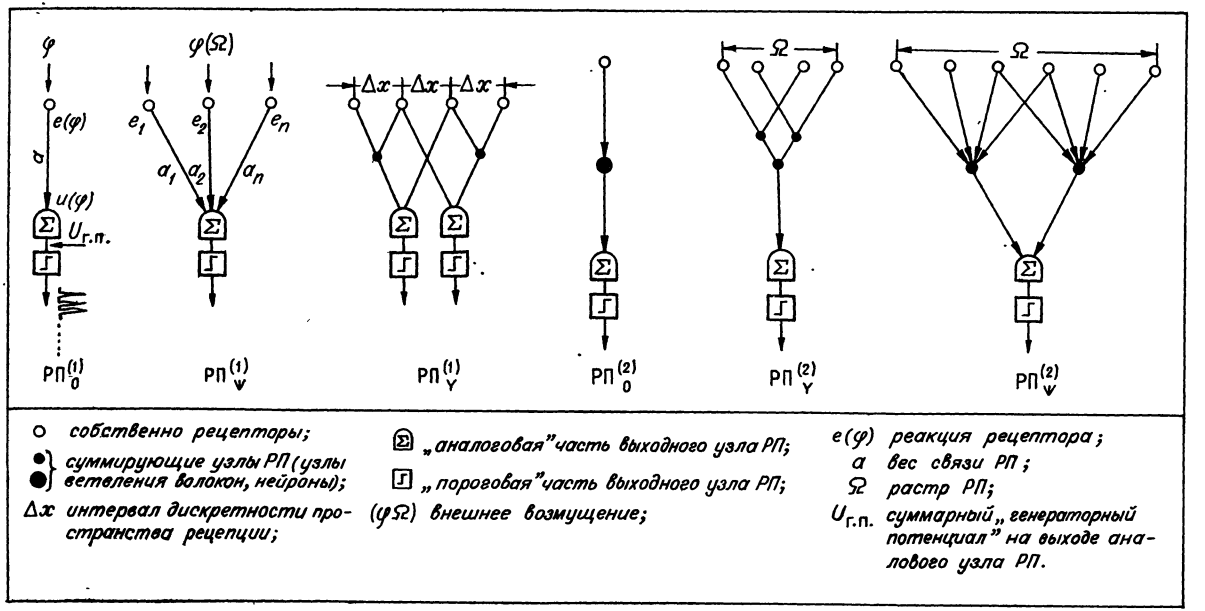


Рис. 4. Схема рецептивных полей. По Л. Е. Пинчуку и М. П. Цапенко (1967).

когда собаку использовали для поиска прорыва в нефтепроводах, т. е. повреждений под землей, найти которые без собаки с ее поразительным обонянием наверняка было бы нельзя без громадных затрат на вскрытие всего нефтепровода.

Действительно, в последнее время доказано, что стерлядь улавливает запах пахучего вещества при разведении его в воде в 10^{-11} (а по некоторым данным даже в 10^{-20}) мг на литр! Эти факты сами по себе натолкнули на мысль, что речь, возможно, идет не об улавливании непосредственно молекул пахучего вещества, а о каких-то факторах волнового характера. Возникает противоречие.

С одной стороны, следует допустить, что животное улавливает пахучее вещество в таких ничтожных концентрациях, которые заведомо исключают прямое попадание молекулы на орган чувств. Это как будто прямо указывает на волновую природу механизма восприятия запаха. С другой стороны, известно, что человек и животное чувствуют запах в зависимости от направления ветра. Очевидно, что электромагнитные волны не зависят от движения воздуха. Следовательно, нужно думать о химической природе рецепции органом обоняния запаховых веществ. Вопрос этот не решен до настоящего времени. После такой вводной части можно перейти к изложению морфологии органа обоняния. Основной задачей является определение морфологического субстрата, обеспечивающего осуществление столь сложной функции.

Морфологическую характеристику[1] можно начать с очень кратких сведений о топографии обонятельной выстилки, указав, что речь идет только о позвоночных животных. Обязательно следует упомянуть, что топография органов обоняния у представителей других типов животных (насекомых, например) иная.

Далее с помощью таблиц, диапозитивов или рисунка на доске отмечаются основные звенья обонятельного анализатора и дается общая схема строения ольфакторной выстилки: обонятельный эпителий, соединительная ткань, группы нервных волокон, пролегающих параллельно внутренней базальной мембране.

Выделяются четыре элемента собственно органа обоняния:

1. Обонятельные клетки.
2. Опорные клетки.
3. Боуменовы железы, протоки которых открываются на поверхность обонятельной выстилки.
4. Слой слизи, покрывающий обонятельную выстилку.

Изложению морфологии обонятельных клеток следует предпослать разъяснение, что они представляют собой вынесенный на периферию нейрон, дендрит которого преобразовался в рецептор. Кратко охарактеризовав морфологические особенности двух типов

[1] Винников Я. А., Титова Л. К. Морфология органа обоняния. М., 1957.

обонятельных клеток (палочкообразные и колбочкообразные), необходимо более подробно остановиться на строении периферических отростков. Представляется существенным подчеркнуть факт подвижности булав, хорошо доказанный экспериментами и наблюдениями Я. А. Винникова и Л. К. Титовой[1]. Весьма важно также познакомить студентов на лекции с ультраструктурой булав и ресничек, дав представление о длинных ресничках и коротких микроворсинах, расположенных на поверхности булав. Эти факты облегчают обсуждение возможного механизма восприятия запаха в заключительной части лекции.

Опорные клетки, имеющие, по-видимому, глиальную природу, образуют пласт, почти не отличающийся от многорядного цилиндрического эпителия. Они действительно выполняют по отношению к клеткам обонятельным поддерживающую функцию — последние как бы вставлены между ними. При описании морфологии опорных клеток обращают на себя внимание два обстоятельства. Первое — наличие ресничек, которые по своей ультраструктуре отличаются от ресничек мерцательного эпителия и представляют собой цитоплазматические выросты. Указание на эту особенность облегчает усвоение отличий опорных клеток от многорядного мерцательного эпителия дыхательных путей. Второе — наличие в опорных клетках гранул секрета: здесь можно проследить все фазы секреторного процесса. В гистохимическом отношении[2] гранулы секрета представляют собой у различных позвоночных в основном мукополисахариды. Здесь уместно уточнить гистохимическую характеристику опорных клеток по отношению к тем животным, применительно к которым позднее будет дана гистохимия клеток боуменовых желез и слоя слизи. Для лягушки, например, можно указать, что секреторные гранулы опорных клеток содержат ШИК-позитивные вещества типа мукополисахаридов и мукопротеинов, причем из кислых мукополисахаридов здесь обнаруживаются преимущественно сульфатированные. В небольшом количестве и непостоянно в апикальных частях опорных клеток обнаруживаются сиаломуцины. Здесь можно сформулировать вывод о том, что опорным клеткам свойственна не только, а возможно, не столько механическая функция, но и секреторная.

Представляется очень заманчиво, с точки зрения толкования механизма рецепции, говорить о пигментных включениях в опорных клетках. Однако до настоящего времени нет убедительных доказательств наличия пигмента. Лишь по отношению к некоторым ам-

---

[1] Винников Я. А. и Титова Л. К. Гистофизиологические особенности обонятельного рецептора. ДАН СССР, 1949, т. 65, № 6, стр. 903—906.

[2] Попова Н. И. Сравнительная гистохимическая характеристика обонятельной выстилки некоторых позвоночных животных. Известия СО АН СССР, 1966, биол. серия, в. 3, № 12.

фибиям пигментацию опорных клеток можно считать доказанной. Поэтому вряд ли целесообразно фиксировать внимание аудитории на этом вопросе.

У различных позвоночных среди опорных клеток выделяют еще так называемые базальные клетки. Они имеют некоторые морфологические и, что наиболее интересно, гистохимические особенности. По характеру секреторных гранул они отличаются от остальных опорных клеток и близки к элементам боуменовых желез. Однако такая специализация прослежена лишь у некоторых позвоночных и не находит приемлемого объяснения. Думаю, что загромождать этими, безусловно, интересными, но пока лишь необъясненными фактами лекционный материал также нецелесообразно.

Боуменовы железы млекопитающих являются альвеолярно-трубчатыми, образованными одним слоем секреторных клеток, окружающие концевые отделы уплощенные клетки, по-видимому, являются соединительнотканными. В гистохимическом отношении секрет их отличается от секрета опорных клеток. Гранулы секрета железистых клеток у различных позвоночных, в частности у лягушки, содержат нейтральные мукополисахариды и мукопротеины. Находки секреторных гранул в базальных отделах клеток позволили Я. А. Винникову и Л. К. Титовой говорить о двусторонней секреции клеток боуменовых желез. Необходимо акцент сделать на участии боуменовых желез в образовании вместе с опорными клетками слоя слизи, расположенного на поверхности обонятельной выстилки.

Все сказанное само по себе привлекает внимание к слою слизи. В настоящее время имеются все основания для того, чтобы говорить о двух слоях слизи: глубоком (покровная пластинка) и поверхностном. Глубокий отличается постоянством состава и для лягушки характеризуется наличием мукополисахаридов (хондроитинсульфаты в основном), мукопротеинов и небольшого количества сиаломуцинов. В поверхностном слое у этих животных выявлены нейтральные мукополисахариды и мукопротеины. Сопоставление гистохимических характеристик слизи, опорных клеток и боуменовых желез прямо указывает на то, что глубокий слой является продуктом секреции опорных клеток, а поверхностный — боуменовых желез.

Функция слизи на первый взгляд не вызывает каких-либо сомнений. Это прежде всего предохранение от высыхания, а также создание жидкой среды для растворения пахучего вещества. Однако такая трактовка роли слизи осложняется тем, что он достаточно отчетливо выявляется у рыб. Между тем, очевидно, что о предохранении обонятельной выстилки от высыхания у рыб вопрос не стоит. Нет необходимости и в создании жидкой среды для растворения пахучего вещества, которое сразу же попадает к ольфакторным клет-

кам в растворенном виде. В настоящее время показано[1], что в составе органа обоняния рыб имеются среди опорных клеток сецернирующие клетки. Результатом их секреции и является слой слизи —аналог глубокого слоя земноводных и наземных позвоночных. Из сказанного прежде всего следует еще раз сделать заключение о роли опорных клеток или подобных им в составе ольфакторной выстилки, в продукции слизи (боуменовых желез у рыб нет). Вместе с тем возникает вопрос о роли глубокого слоя (правильнее «покровная пластинка») в функционировании обонятельного рецептора. Ответить хотя бы приближенно на этот вопрос можно только при рассмотрении основных теорий, трактующих механизм восприятия запаха. Этому спорному вопросу и посвящаются заключительные замечания лектора.

В заключительной части лекции дается представление о возможном механизме восприятия запаха с учетом изложенных ранее морфологических данных. Этот раздел должен быть предельно кратким и максимально упрощенным. Это определяется, во-первых, ограниченными возможностями гистофизиологической характеристики других отделов обонятельного анализатора. Во-вторых, лектор весьма связан отсутствием у студентов знаний по физиологии и биохимии, без чего невозможно дать анализ накопленных материалов на соответствующем уровне.

Необходимо поставить два вопроса:

1. Каким образом пахучее вещество действует на обонятельный рецептор? Иными словами — воздействует ли молекула пахучего вещества на ольфакторную клетку непосредственно или возбуждение — результат излучения, генерируемого ею на поверхности обонятельной выстилки?

2. Как объяснить поразительно высокую дифференциацию запаха?

По первому вопросу существует несколько теорий. Учитывая ограниченность времени и названные выше трудности, можно рекомендовать кратко сослаться на две группы теорий.

Волновая теория основывается на допущении, что молекулы пахучих веществ, в силу своих вибрационных свойств, вызывают специфические ощущения. В таком случае, по аналогии с органом зрения, можно думать о том, что акцептором энергии вибрации молекул является пигмент. Однако достоверно наличие пигмента в обонятельной выстилке установлено лишь у некоторых позвоночных.

---

[1] Филюшина Е. Е. и Бахтин Е. К. Тонкая структура безреснитчатых обонятельных клеток судака. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, 1969, № 5, стр. 79—85.

См. также Бахтин Е. К., Филюшина Е. Е. Электронномикроскопическое исследование обонятельной выстилки судака. Известия СО АН СССР, биол., 1969, серия № 5, стр. 121—128.

Безусловно, волновая теория очень привлекательна, ибо легко объясняет восприятие и дифференцировку органом обоняния огромного количества сигналов. К сожалению, эта теория по существу является умозрительной, так как достаточно убедительных фактов, свидетельствующих в пользу ее признания, до сих пор нет.

Контактные теории предполагают непосредственное взаимодействие между ольфакторными клетками и молекулами пахучего вещества. В качестве примера можно привести стереохимическую теорию Эймура или новые представления о роли в указанном процессе ацетилхолинового механизма. По существу речь идет о частном случае хеморецепции. Это значительно облегчает задачу лектора, так как на предшествующих лекциях, посвященных нервной ткани и нервной системе, студенты уже получили представление о роли ацетилхолина в формировании нервного импульса. Задача лектора сводится теперь к тому, чтобы показать на конкретных примерах участие указанного механизма в процессе взаимодействия пахучих веществ с обонятельным рецепторным полем. Электронномикроскопически в апикальных частях булав выявляются пузырьки, причем, их больше в той части булав, которая выдается над поверхностью обонятельной выстилки. Разумеется, лишь предположительно можно думать, что эти пузырьки содержат ацетилхолин, так как не существует гистохимических методов его выявления. Но можно выявить ацетилхолинэстеразу — фермент, который необходим, чтобы немедленно разрушить ацетилхолин после завершения химической фазы формирования нервного импульса (накопление ацетилхолина опасно для организма!). Действительно, оказалось, что в булавах и периферических отростках обонятельных клеток содержится ацетилхолинэстераза, активность которой находится в зависимости от функционального состояния рецептора. Далее оказалось, что активность ацетилхолинэстеразы, выявляемая гистохимическими методами, меняется при воздействии на обонятельную выстилку пахучих веществ. Но такие доказательства, убеждающие ученого, далеко не всегда достаточно убедительны для студента, только начинающего изучать медико-биологические дисциплины. Особенности окраски препарата это все-таки не то, что зарегистрированный ответ вышележащих отделов обонятельного анализатора.

Весьма эффективной оказывается ссылка на регистрацию биотоков от митральных нейронов обонятельной луковицы при воздействии на обонятельную выстилку, сопровождающемся гистохимически определяемыми сдвигами в активности ацетилхолинэстеразы. Соответствующей кривой можно иллюстрировать существование такой зависимости[1]. Естественно предположить, что сам

[1] Назаров Л. А. К механизму раздражения обонятельных рецепторов у рыб. Физиол. журнал СССР, 1968, 54, № 7.

ацетилхолин, если справедливо все то, о чем говорилось выше, должен вызвать возбуждение обонятельного рецептора и, соответственно, электрический ответ нейронов ольфакторной луковицы. При постановке соответствующих экспериментов оказалось, что аппликации ацетилхолина, как и адекватный раздражитель, увеличивают амплитуду и частоту сложного потенциала и медленно-волновых колебаний, регистрируемых от передней части луковиц[1]. Этот и другие опыты проведены на различных позвоночных животных. Они убеждают в том, что обонятельный рецептор реагирует на ацетилхолин. Есть, однако, вопрос, на который подопытное животное при любой постановке опыта ответить не сможет — чем пахнет ацетилхолин? Для человека его кристаллы запаха не имеют. Но коль скоро обонятельные рецепторы рыб и амфибий реагируют на растворенный в воде ацетилхолин, то какой-то запах должен быть. На современном уровне наших знаний получить ответ на этот вопрос можно только одним путем — экспериментировать на человеке — он не рыба и скажет, пахнет или нет ацетилхолин, если нанести слабые его растворы на обонятельную выстилку. И такой опыт был поставлен! Группа молодых ученых во главе со своим учителем, профессором Я. Д. Финкинштейном вдыхала короткое время распыленный в воздухе раствор ацетилхолина. Разумеется, для всех участников опыта результаты были однозначны: печальны — все переболели; радостны — все почувствовали резкий гнилостный запах.

Итак, ответ на первый вопрос как будто получен — механизм восприятия запаха является частным случаем механизма экстерохеморецепции. Однако полностью отвергнуть волновую теорию нельзя и вопрос нельзя считать окончательно решенным.

Второй вопрос — о дифференциации запаховых веществ можно обсуждать даже не в теоретическом, а только в сугубо гипотетическом плане. Возможны два решения:

1. Каждая клетка обонятельной выстилки воспринимает определенный запаховый спектр. Следует согласиться с Я. А. Винниковым, что такое предположение следует отбросить хотя бы потому, что количество различаемых человеком пахучих веществ значительно превышает количество обонятельных клеток.

2. Дифференцировка запаха зависит от скорости прохождения молекулы пахучего вещества от поверхности стабильного глубокого слоя до тех его участков, которые контактируют с микроворсинками. Схема взаимодействия в этом случае представляется в следующем виде: молекула пахучего вещества, попадая на поверхность глубокого слоя, воздействует на длинные реснички, а затем, прод-

---

[1] Тырышкина Е. М. Значение ацетилхолина в механизме восприятия запахов амфибий. Физиол. журнал СССР, 1968, 56, № 2.

вигаясь к ольфакторным клеткам, раздражает микроворсинки. Временной интервал, определяющийся молекулярным весом, так как вязкость глубокого слоя стабильна, определяет и специфичность пахучих свойств вещества (Е. К. Бахтин). С таких позиций легко можно было бы объяснить восприятие запахов веществ с молекулярным весом от 17 до 300 и многие другие до сих пор неясные вопросы. Трудность только в одном: изложенная точка зрения является чисто спекулятивной и не имеет под собой достаточных фактических оснований.

В заключительных словах можно было бы подчеркнуть, что сравнительно простая структурная организация органа (при обработке объекта с помощью обычных общегистологических методов) может сочетаться с его очень сложной физиологией.

ВНЕЗАРОДЫШЕВЫЕ ОРГАНЫ

Вводная часть лекции может быть построена на простом перечислении функциональных параметров плаценты. Действительно, этот быстро формирующийся орган обеспечивает питание и экскреторную функцию эмбриона (т. е. осуществляет деятельность желудочно - кишечного тракта и почек взрослого организма), газообмен (т. е. функцию легких), депонирует питательные вещества, в частности гликоген (т. е. функцию печени), защиту эмбриона от повреждающих агентов со стороны материнского организма, эндокринную функцию и принимает участие в предупреждении иммунологического конфликта между организмами матери и плода. Впечатляющим является пример с витальным окрашиванием органов беременного животного трипановым синим. При введении этого в какой-то мере повреждающего ткани красителя на вскрытии экспериментального животного обнаруживается, что окрашены в синий цвет все органы, кроме центральной нервной системы матери и всех органов эмбриона — плацента не пропускает чего-либо, что может повредить зародышу. Можно сказать, что такое обеспечение эмбриона, даже в ущерб материнскому организму — проявление какой-то закономерности, обуславливающей выживание вида.

Не вдаваясь в изложение многочисленных примеров, я хотел бы обратить внимание на функциональную сторону вопроса, как неисчерпаемый источник возможностей заинтересовать слушателя и вместе с тем направить его внимание на основную идею лекции — гистофизиологические особенности тканей внезародышевых органов.

Общие сведения о формировании внезародышевых органов были даны в курсе сравнительной эмбриологии. В данной лекции,

однако, их стоит, хотя в очень сжатом виде, повторить. Необходимо напомнить (лучше, пользуясь таблицей) хотя бы две основные фазы формирования внезародышевых органов. Первая — внедрение эмбриона в слизистую матку и образование трех основных отделов децидуальной оболочки. Вторая — организация окончательных взаимоотношений между слизистой оболочкой матки и хорионом. По-видимому, труднее всего пояснить студенту возникновение плаценты и формирование взаимоотношений между dec. parietalis и dec. basalis. Учитывая современные представления о роли трофобласта как иммунологического барьера (особенно перспективность этой проблемы), может быть, имеет смысл сказать пару слов о взаимоотношении хориона и фетальных частей на разных стадиях плацентации.

Представляется совершенно необходимым дать понять (в том или ином объеме), что описанные взаимоотношения характеризуют лишь человека и некоторых других млекопитающих. Необходимо упомянуть внезародышевые органы животных, у которых аллантоис сохраняется до конца беременности и, кроме других функций, выполняет роль резервуара для продуктов экскреции эмбриона. Сказанное полностью относится и к желточному мешку, висцеральный листок которого у грызунов, насекомоядных и рукокрылых млекопитающих формирует омфалоплаценту, функционирующую до конца беременности. Важно дать понять слушателю, что формирование внезародышевых органов у млекопитающих совершается различным образом.

Классификация плацент

Перед тем как дать общую характеристику плаценты человека, необходимо познакомить слушателей с местом ее в общей системе связи материнских и фетальных тканей, т. е. сказать несколько слов о различных типах плацентации[1].

Возможны три подхода к классификации плацент, оценить которые следует, прежде всего, с педагогической точки зрения.

Анатомический подход основан на топографических особенностях той части хориона, которая не только непосредственно контактирует с материнскими тканями, но и вступает с ними во взаимоотношения, в первую очередь, обеспечивающие дыхание и трофику формирующегося зародыша. С этой точки зрения выделяют (О. Гертвиг) четыре типа плацент.

---

[1] Субботин М. Я., Донских Н. В., Брусиловский А. И., Новиков В. Д. Плацента человека (морфология, генез, функция). В кн.: «Гистофизиология и гистопатология внезародышевых органов млеконитающих и человека». Новосибирск, 1971, стр. 3.

1. Диффузные плаценты, для которых характерно образование ворсин по всей поверхности хориона. Такой тип плацентации имеет место, например, у Perissodactyla и некоторых Artiodactyla (Nonruminantia, Tylopoda).

2. Множественные плаценты, представленные группами хориальных ворсин и соответственно измененными участками слизистой оболочки матки (плацентомы). У крупных млекопитающих, которым свойствен этот тип плацентации (Artiodactyla Subordo Ruminantia), отдельные плацентомы весьма напоминают анатомически плаценту человека.

3. Зонарные плаценты, где наиболее активная часть хориона как бы опоясывает плод. Такой тип плацентации характерен для Carnivora.

4. Дискоидальные плаценты, анатомические особенности которых с предельной точностью выражены самим словом «плацента». Хориальные ворсины сконцентрированы в одном участке, действительно напоминающем лепешку. Такая плацента формируется у представителей Insectivora, Chiroptera, Rodentia, приматов и человека.

Легко понять демонстративность такого подхода к проблеме. Однако анатомический подход не объясняет некоторых функциональных особенностей плацент у различных млекопитающих, и, прежде всего, функциональный или экологический смысл концентрации активной части хориона.

Согласно **гистологической** классификации О. Гроссера, выделяются четыре типа плацент, совпадающие с типами, выделенными на основании анатомического подхода. Эта классификация плацент основана на степени сближения материнского и плодового кровеносного русла и включает четыре общеизвестных типа:

1. Эпителиохориальные плаценты, в которых контакт между хорионом и материнскими тканями осуществляется путем прямого соприкосновения, без какого бы то ни было разрушения материнских тканей (например, у Perissodactila, Nonruminantia, Tylopoda).

2. Десмохориальные — ворсины хориона контактируют с соединительной тканью слизистой оболочки матки. Естественно, приближение к источнику питания здесь выражено лучше (Ruminantia).

3. Эндотелиохориальные плаценты, где питание осуществляется через эндотелиальную выстилку материнских кровеносных капилляров и эпителий хориона плаценты (Carnivora).

4. Гемохориальные плаценты, в которых ворсины хориона непосредственно соприкасаются с материнской кровью (Rodentia, Insectivora, Chiroptera, приматы и человек). Этот последний вариант представляется, на первый взгляд, оптимальным.

Гистологическая классификация является наиболее распространенной и приводится во всех руководствах по микроскопической ана-

томии и эмбриологии. Однако в функциональном отношении такое подразделение плацент также не выдерживает критики. Если принять, что степень сближения хориона с материнской кровью определяет условия газообмена и питания эмбриона, то совершенно не ясно, почему млекопитающие, обладающие примитивной плацентой (лошадь, свинья), рождают более доношенное потомство, чем, например, человек и некоторые грызуны, плацента которых является наиболее совершенной, гемохориальной. Экологически это легко понять, но при этом следует допустить, что решающее значение имеет продолжительность беременности. Действительно, при сопоставлении двух представителей Rodentia — кролика и зайца зависимость степени донашиваемости от продолжительности беременности совершенно очевидна. В большинстве же случаев такие сопоставления не позволяют объяснить степень донашиваемости длительностью периода эмбриогенеза. Весьма показательно в этом отношении сопоставление двух псовых хищных млекопитающих — волка и собаки. При одинаковой продолжительности беременности рожденные особи резко отличаются друг от друга: щенок уже через 4 — 5 недель способен к самостоятельному существованию, в то время как волчонок до 2,5—3 месяцев питается полупереваренной родителями пищей. И в этом случае экологическая сторона дела не вызывает сомнений; такое мощное животное, как волк, в отличие от собаки, легко может прокормить и защитить свое потомство, и естественно, что «недонашиваемость» в данном случае является оправданной. Казалось бы, что различия должны быть, если последовательно придерживаться классификации О. Гроссера, в трофическом обеспечении эмбриона плацентой. Морфологически, однако, не удается отличить плаценту волка от плаценты собаки — в обоих случаях констатируются эндотелиохориальные взаимоотношения.

Согласно **гистофизиологической** классификации выделяют два типа:

1. Усвоение белков материнского организма, что предполагает их расщепление хорионом и синтез эмбриоспецифических белков из их предшественников печенью и другими органами эмбриона. Такой тип плацентарной трофики свойствен животным, обладающим эпителио- и десмохориальной плацентой.

2. Усвоение аминокислот из материнского кровеносного русла. Это возможно лишь в том случае, когда ворсины хориона максимально сближены с материнской кровью. Этот тип плаценты характерен для человека и животных, обладающих гемо- и эндотелиохориальным типом плацентации.

Подобная классификация плацент легко объясняет противоречия, неизбежно возникающие при попытке сопоставить анатомиче-

ские или гистологические особенности плацент с особенностями и темпами эмбриогенеза.

Плацента человека

Необходимо прежде всего учитывать, что плацента состоит из двух различных в гистологическом отношении частей, сразу же сообщить слушателям, что изложение будет раздельно вестись для фетального и материнского отделов. Другая особенность изложения этого раздела заключается в том, что в данном случае развитие органа затруднительно выделить в отдельный раздел и предпочтительно излагать их особенности по ходу гистофизиологического описания. Надо иметь в виду, что выражение «сформированная плацента», применяемое особенно часто в руководствах по акушерству, по отношению к этому органу, начиная с 2,5—3-х месяцев беременности, является весьма условным. Как хорион, так и базальная пластинка в физиологическом отношении являются с самого начала сформированными и особенности их морфологии на любой стадии беременности соответствуют потребностям эмбриона. Можно сказать, что если теоретически допустить подключение 3—4-недельного эмбриона к 12-недельной плаценте, то развитие будет нарушено, так как специфические для ранней стадии потребности его не будут удовлетворены. Становление кровообращения в хорионе также удобнее излагать при описании морфологии ворсин.

Общая архитектура органа должна быть дана для ранней стадии эмбриогенеза и сформированной плаценты. Удобнее всего это сделать на соответствующих схемах. Важно показать на схеме хориальную пластинку, свободные и якорные ворсины, материнскую часть плаценты, вскрытые материнские сосуды и кровеносную сеть ворсин. Необходимо также сказать о взаимосвязи материнской и фетальной плаценты за счет взаимопроникновения трофобластических и децидуальных элементов.

Фетальная часть плаценты представлена трофобластическим эпителием и стромой, включающей кровеносные сосуды. Это в равной степени относится как к хориальной пластинке, так и ко всем ворсинам.

Эпителий (паренхима) детской плаценты на ранних стадиях (до 2—2,5 месяцев) образован двумя слоями — цитотрофобластом и поверхностным симпластом. Позднее цитотрофобласт постепенно исчезает и сохраняется лишь в виде единичных клеток Лангханса.

Нет необходимости останавливаться в лекционном курсе на ультраструктурных и цитохимических особенностях клеточного трофобласта. Целесообразно лишь упомянуть, что цитотрофобласт богат углеводными соединениями, так как это важно для пояснения

его эндокринной функции. Совершенно необходимо сказать, что цитотрофобласт (включая и отдельные клетки Ланнганса) способен к митотическому делению и выполняет, таким образом, по отношению к симпласту функцию камбия. Ему свойственна, по-видимому, выработка гонадотропных гормонов, что хорошо согласуется с гистохимически выявляемым здесь значительным количеством гликопротеидов.

Симпласт образует наружный слой трофобласта на ранних стадиях и практически единственный слой на поздних стадиях беременности. Он представляет собой высокоспециализированную структуру, которая осуществляет переработку и синтез различных веществ, в том числе и белковых. С этой точки зрения имеет смысл упомянуть детали электронномикроскопической структуры (хорошо развитые пластинчатый аппарат, лизосомы и др.). В нем постоянно выявляются липидные включения, что связано с выработкой им стероидных гормонов. Защитная функция хорошо демонстрируется опытами с витальными красителями, которые откладываются здесь столь же интенсивно, как и в элементах ретикуло-эндотелиальной системы взрослого. Симпласт обладает высокой ферментативной активностью, особенно на ранних стадиях; это позволяет понять его инвазивную роль в период имплантации.

Для подтверждения функциональной активности симпласта можно использовать примеры из области патологии. Известно много случаев, когда выключение за счет инфарктов одной трети (и даже более) хориальных ворсин не приводило к сколько-нибудь заметным повреждениям собственно эмбриона. При этом выключались на значительном протяжении такие функции, как газообмен и трофическое обеспечение эмбриона. Лектор легко найдет в руководствах по акушерской патологии примеры, иллюстрирующие высокую активную роль симпласта в трофическом и кислородном балансе эмбриона и адаптационные возможности хориона.

В силу своей очень ранней и высокой специализации симпласт не размножается. Симпластические почки, о которых необходимо упомянуть на лекции, появляются и во второй половине беременности, когда цитотрофобласт отсутствует, и являются результатом смещения ядер в процессе образования истонченных безъядерных участков симпласта. Следует сказать, что возникновение подобных участков является адаптационной реакцией, обеспечивающей оптимальные условия газообмена. Хотелось бы предостеречь лектора от даже предположительного допущения деления ядер симпласта плаценты человека. Все подобные находки, несомненно, относятся к ядрам цитотрофобласта, элементы которого как бы включены в симпласт. Истинные картины кариокинеза в симпласте наблюдают-

ся только при некоторых формах акушерской патологии и в культуре тканей[1].

С увеличением срока беременности эпителиальный покров ворсин местами исчезает и заменяется бесструктурными отложениями, получившими название фибриноида Ланнганса. В химическом отношении он представляет собой в основном производное плазмы материнской крови. Сказать, хотя бы несколько слов, о фибриноиде Ланнганса мне представляется весьма важным, так как при разрушении симпласта он предупреждает поступление в материнское кровеносное русло антигенов из обнаженной соединительнотканной стромы ворсин.

Кратким упоминанием о клеточных островках можно закончить изложение материалов по эпителиальному покрову хориона.

Соединительнотканая строма как хориальной пластинки, так и ворсин морфологически устроена сравнительно просто — здесь нет того разнообразия клеточных форм и волокнистых структур, с которыми слушатели познакомились при изучении соединительной ткани различных дефинитивных органов.

Среди клеточных форм соединительной ткани хориона принято выделять две формы: элементы фибробластического ряда и макрофаги. По отношению к фибробластам следует подчеркнуть, что они практически не отличаются от того, что было описано в курсе общей гистологии, но одновременно обратить внимание на то, что мало дифференцированные формы встречаются здесь до конца беременности и весь процесс трансформации в ряду камбиальная клетка — фибробласт — фиброцит по сравнению с соединительной тканью органов взрослого как бы замедлен. Сложнее дело обстоит с макрофагами. Во многих руководствах и специальных статьях их выделяют в особые клетки Кащенко-Гофбауэра, отличающиеся от макрофагов большими размерами и некоторыми гистохимическими и электронномикроскопическими показателями. Иногда эти клетки описывают как особые клетки, существующие наряду с обычными макрофагами. Если позволяет время, можно остановиться на этом вопросе, но, дабы не перегружать лекцию фактическим материалом, лучше говорить о некоторых особенностях макрофагов хориальных ворсин. При подготовке к лекции внимание должно быть обращено на этот вопрос хотя бы уже потому, что и в настоящее время бытуют представления о происхождении некоторых клеточных элементов соединительной ткани хориона из трофобласта. Независимо от отношения лектора к этим представлениям, в настоящее время можно (и нужно!) говорить о развитии соединительной ткани хориона из внеэмбриобластической мезенхимы.

Волокнистый каркас стромы хориона характеризуется отсутст-

---

[1] Говорка Э. Плацента человека. Варшава, 1971.

вием эластических волокон и постепенным нарастанием количества коллагеновых по сравнению с ретикулиновыми. Упомянув вскользь о том, что с нарастанием беременности относительное количество коллагеновых волокон и тонких их пучков увеличивается, особо следует оговорить, что в нормальных условиях, особенно в конечных ворсинах, основой волокнистого каркаса стромы хориона является ретикулиновая сеть.

Заслуживает особого внимания аморфное вещество соединительной ткани ворсин хориона. Гистохимически установлено, что аморфное вещество закономерно изменяется, в основном, за счет мукополисахаридов, с нарастанием беременности. Вероятно, в лекции достаточно сказать о том, что в нормальных условиях с нарастанием срока эмбриогенеза происходит либо деполимеризация высокополимерных кислых мукополисахаридов, либо накопление нейтральных углеводных соединений. Важно отметить, что и в том, и в другом случае проницаемость соединительнотканой стромы ворсин закономерно нарастает, причем изменения аморфного вещества, обеспечивающие повышение проницаемости, происходят, по сравнению с соединительной тканью дефинитивных органов, необычайно быстро. Скорее всего именно этот процесс и является до известной степени причиной определенной иммунологической напряженности в материнско-плодовых взаимоотношениях (поступление в материнское кровеносное русло белковополисахаридных комплексов стромы плацентарных ворсин). Существенным представляется защитная роль аморфного вещества ворсин, играющего, в случаях поступления из материнского кровеносного русла каких-либо повреждающих агентов, роль биологического барьера. Очень убедительна в этом смысле ссылка на некоторые формы аллергических состояний беременной, в основе патогенеза которых лежат описываемые особенности соединительнотканой стромы хориона. При каких-то неясных в этиологическом отношении повреждениях хориона происходит распад симпласта и, как немедленная защитная реакция, накопление высокополимерных кислых мукополисахаридов стромы, создающее барьер для проникновения вредоносных факторов к эмбриону. Однако при этом повышается возможность проникновения белковополисахаридных антигенов фетального происхождения в организм матери, и сохранность потомства достигается ценой угрозы возникновения аллергических форм токсикоза беременных.

Межтканевые взаимоотношения в хорионе мало изучены. Есть лишь единичные данные о том, что на проницаемость соединительной ткани ворсины влияет ферментативная деятельность трофобласта. По-видимому, здесь проявляются общие, упомянутые ранее закономерности взаимосвязей в системе паренхима — соединительнотканная строма. Можно в качестве примера назвать такую форму

акушерской патологии, как пузырный занос, в патогенезе которой нарушения обратных связей в названной системе играют по меньшей мере не последнюю роль[1]. Можно считать установленным, что в данном случае митотическая активность симпласта, а затем его отслойка и слущивание осложняют синтетическую функцию, в том числе и выработку энзимов, в частности гиалуронидазы. В результате развивается накопление гидрофильных белковомукополисахаридных комплексов в соединительной ткани, а позднее возникновение отечных ворсин, характерных для пузырного заноса. Автор этой концепции высказывает предположение об изменении функциональных параметров фибробластов стромы под влиянием хориального симпласта, но это пока еще представляется спорным. Сам же факт ферментативного воздействия хориального симпласта на соединительную ткань ворсины не подлежит сомнению и может быть использован лектором для иллюстрации межтканевых взаимоотношений в хорионе.

Васкуляризация хориона плаценты в общих чертах может быть дана на общей схеме плацентарного кровообращения и на схеме кровоснабжения ворсин. Здесь существенно упомянуть о том, что первичные ворсины не содержат кровеносных сосудов и врастание их происходит на более поздней фазе эмбрионального развития. Заслуживает также упоминания факт образования так называемых эпителиоидных пластин, в которых фетальные кровеносные капилляры максимально сближены с симпластом; этим обеспечиваются оптимальные условия материально-плодового обмена.

Фетальная плацента представляет собой **безнервный орган.** Сказать об этом, возможно, следует, так как в той или иной мере лектору необходимо коснуться вопроса о механизмах регуляции материнско-плодовых взаимоотношений.

Материнская часть плаценты человека представлена так называемой базальной пластинкой, включающей стенки вскрытых материнских сосудов и «соединительную ткань» слизистой оболочки матки. Лектор, естественно, не имеет времени заниматься пояснением особенностей эндотелиальной выстилки маточных сосудов, открывающихся в плацентарные лакуны, хотя этот вопрос в свете современных представлений об эндотелии представляет определенный интерес. Наиболее важным мне представляется сообщить, что базальная пластинка (материнская часть плаценты) представляет собой комплекс своеобразно специализированных соединительнотканных клеток и элементов трофобластического эпителия. Это своеобразный случай, когда нет возможности выделить в органе паренхиматозные ткани и ткани обеспечения.

---

[1] Субботин В. М. Эпителиостромальные взаимоотношения в плаценте человека в норме и при пузырном заносе. Автореферат дисс. Томск, 1973.

Представляется несомненным, что фибробластические элементы соединительной ткани слизистой матки трансформировались здесь в так называемые децидуальные клетки, выполняющие депонирующую трофическую функцию. На практических занятиях демонстрируются препараты, иллюстрирующие накопление гликогена в децидуальных клетках.

Другая форма клеточных элементов материнской плаценты — клетки периферического трофобласта. При обычных общегистологических методах обработки препаратов они мало чем отличаются от децидуальных гликогенных клеток. При гистохимической обработке удается констатировать, что в этих клетках содержится не гликоген, а кислые мукополисахариды или продукты незавершенного их синтеза. Цитофотометрически констатируется тенденция к полиплоидии и многоядерности. Эти и некоторые другие показатели послужили основанием для выделения в составе материнской плаценты этих клеток в особую форму и отнесения их к трофобластическим элементам. Разумеется, нет необходимости приводить на лекции эту и другую аргументацию, но сказать о том, что клеточные элементы материнской части плаценты включают трофобластические элементы, очень важно.

Столь же важным мне представляется и упоминание фибриноида Рора и Нитабух базальной пластинки (рис. 5). Скорее всего он является производным периферического трофобласта. Не вдаваясь в его гистохимическую характеристику, нужно сказать, что он отличается от фибриноида Ланнганса и тех отложений, которые при некоторых патологических состояниях образуются в органах человека и млекопитающих.

Все сказанное позволяет дать некоторые пояснения по вопросу об «иммунологическом парадоксе беременности», поднятом в начале лекции. Учитывая естественный интерес аудитории к этой проблеме, именно здесь нужно вернуться к этому вопросу, поскольку периферический трофобласт и его производные сейчас некоторые авторы[1] склонны рассматривать как один из компонентов очень сложной системы толерантности внезародышевых тканей к материнскому организму. Авторы высказывают эту точку зрения таким образом, что толковать ее следует только в одном смысле. Так, В. Д. Новиков пишет, что «полиплоидные цитотрофобластические элементы, располагающиеся в пограничной с эндометрием зоне предположительно, наряду с фиброидом, предупреждают возникновение им-

[1] Новиков В. Д. Гистофизиологическая специализация трофобластических производных плаценты человека и некоторых млекопитающих. В кн.: «Гистофизиология и гистопатология внезародышевых органов млекопитающих и человека». Новосибирск, 1971, стр. 67—71.

Wynn R. Cytotrophoblast specializations: an ultrastructural study of the placenta. Amer. J. Obstet. Gynes., 1972, 114, 339—355.

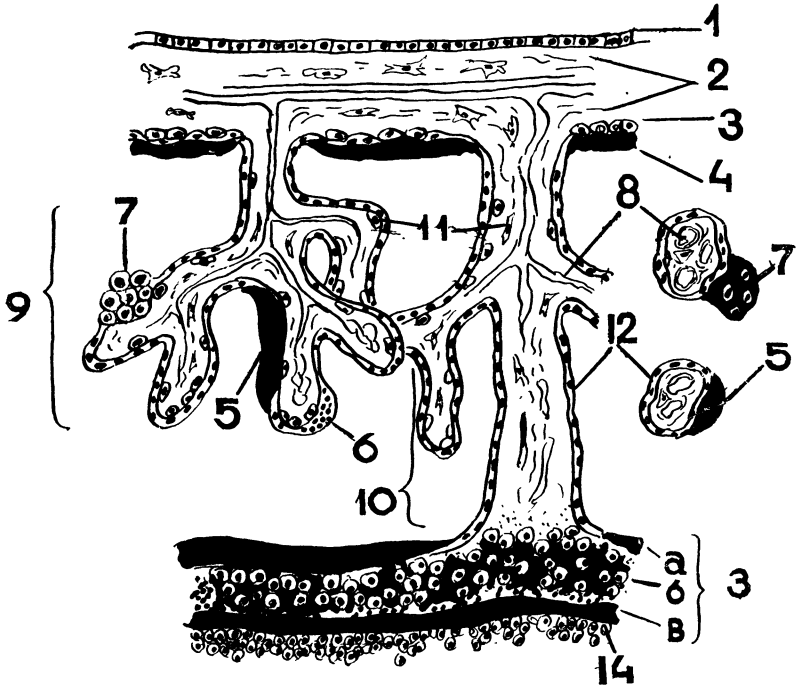


Рис. 5. Строение плаценты человека в конце беременности.

1 — эпителий амниона, 2 — строма хориальной пластинки, 3 — клетки слоя Лангханса, 4 — фибриноид Лангханса, 5 — фибриноид ворсинчатого хориона, 6 — симпластический узелок, 7 — клеточный островок, 8, 9 — конечные ворсины, 10 — якорная ворсина, 11 — единичные клетки Лангханса, 12 — симплаєт, 13 — базальная пластинка: а — фибриноид Рора; б — клетки периферического цитотрофобласта; в — фибриноид Нитабух, 14 — децидуальные клетки.

мунологического конфликта между матерью и плодом: Wynn позднее указывал, что «In functional zona of the placenta fibrinoid and glycolcalyces of the trophoblast are probably.... thogh not primary factors in permitting the prolongend retention of placental homhgraph».[2]).

Амниотическая оболочка человека

Начать изложение материалов по амниону, по-видимому, следует с его функциональных параметров — оболочка создает резервуар, заполненный жидким содержимым, обеспечивающим беспрепятственное развитие нежных органов формирующегося эмбриона и защиту его от различных факторов — механических и биологических. Она сецернирует околоплодные воды и принимает участие в их резорбции. Весьма выигрышным представляется повторение изложенных в курсе эмбриологии филогенетических соображений о том, что развитие в водной среде поддерживается не только у пресмыкающихся, но и у млекопитающих. Этот палингенетический аспект привел к новому ценогенезу — появлению амниона. Вероятно, следует сказать и о том, что полный обмен околоплодных вод у человека совершается в течение 3-х часов, чем обеспечивается поддержание определенной в химическом и онкотическом отношении среды, оптимальной для эмбриона на каждой данной стадии развития.

Общую архитектуру оболочки можно характеризовать несколькими фразами. Выделив плацентарный и экстраплацентарный отделы амниона, лектор указывает, что он на всем протяжении имеет одинаковое слоистое строение.

Амнион включает три основных элемента — эпителий, соединительнотканную строму и так называемое амниохориальное пространство. С педагогической точки зрения выделение амниохориального пространства мало оправдано — по сути это вариант рыхлой волокнистой соединительной ткани фетального происхождения. Выделение этого слоя амниотической оболочки, однако, имеет известный смысл, поскольку здесь разыгрываются патогистологические процессы при некоторых формах акушерской патологии (гидрамнион, маловодие). Поэтому лучше упомянуть об амниохориальном пространстве, оговорив, что оно представляет собой лишь своеобразный слой соединительнотканной стромы оболочки.

Эпителий амниотической оболочки характеризуется как однослойный кубический в экстраплацентарной части и преимущественно цилиндрический, иногда многорядный в плацентарной. Следует отметить, что на ранних стадиях эмбриогенеза эпителий плоский и преобразование его в призматический идет параллельно с формированием плацентарного диска. Из морфологических особенностей клеток необходимо упомянуть о выраженной вакуолизации. Это позволит далее дать функциональную характеристику эпителия —

секреция околоплодных вод (преимущественно в плацентарной части) и резорбция. Активное размножение клеток эпителия зарегистрировано только в первом триместре беременности.

Соединительная ткань амниона состоит из нескольких слоев[1]. Проиллюстрировав это на схеме или рисунке, лектор должен указать на механическую роль стромы, с чем связано мощное развитие коллагенового каркаса, и функцию биологической защиты, обеспечиваемую высокой лабильностью аморфного вещества так называемого амниохориального пространства. Это последнее положение можно подкрепить убедительным примером из области акушерской патологии. При проникновении из ткани матки каких-либо повреждающих агентов в строме амниотической оболочки, точнее, в амниохориальном пространстве немедленно происходит полимеризация кислых мукополисахаридов и соответственно повышение вязкости аморфного вещества. Это предупреждает проникновение вредного фактора через оболочку в околоплодные воды и предохраняет зародыш. Однако при продолжительном и массивном воздействии этого фактора затрудняется резорбция околоплодных вод и развивается тяжелая форма акушерской потологии — многоводие[2].

Взаимоотношения эпителия и стромы амниотической оболочки связаны со способностью эпителия вырабатывать муколитические ферменты. Воздействие гиалуронидазы, сецернируемой эпителием в сторону соединительной ткани, регулирует ее проницаемость и тем самым поддерживает необходимый уровень оттока околоплодных вод.

Амнион человека представляет собой бессосудистое образование, и питание его собственных структур совершается путем диффузии питательных веществ из стенки матки через гладкий хорион.

В настоящее вемя накоплены некоторые материалы по иннервации со стороны плода амниотической оболочки. Однако если и говорить об этом, то обязательно упомянув, что вопрос этот крайне сложен в методическом отношении и требует еще специальной разработки.

Пупочный канатик

Пупочный канатик, как правило, всегда остается вне интересов лектора и аудитории, прежде всего в связи с недостатком времени.

---

[1] Донских Н. В. Вопросы морфологии и гистогенеза соединительнотканной стромы амниона млекопитающих и человека. В кн.: «Вопросы теоретической и клинической медицины». Тр. НГМИ, т. 30. Новосибирск, 1958.

[2] Донских Н. В. Опыт воспроизведения гидроамниона на животных Бюлл. экспер. биол. и мед., 1965, № 4.

Краткие сведения, которые студенты получают на практических занятиях и могут почерпнуть в учебнике, вполне достаточны для создания необходимых общих представлений о внезародышевых органах человека. Если все же по каким-либо соображениям лектор сочтет возможным упоминать об этом органе на лекции, особенно слушателям педиатрических факультетов, можно рекомендовать начать изложение с функций органа — обеспечение непрерывности кровотока по сосудам канатика и биологическая защита от возможного внесосудистого проникновения к плоду токсинов и других вредоносных факторов. Здесь можно привлечь внимание к пережатию кровеносных сосудов, которое может быстро привести к гибели плода. Подобная ситуация, учитывая подвижность плода, является весьма вероятной. В действительности же гибель плода в результате сжатия пупочных сосудов и прекращения кровообращения — явление очень редкое. Основная задача и заключается в выяснении субстрата, обеспечивающего эту функцию.

Общая архитектура пупочного канатика студентам известна по курсу общей эмбриологии человека. Здесь имеет смысл, пользуясь схемой, продемонстрировать слушателям элементы, входящие в состав канатика: кровеносные сосуды, желточный проток, аллантоисный остаток и амниотическую оболочку. Нет необходимости характеризовать морфологию этих образований. Внимания заслуживает строма канатика, с которой связано осуществление названных выше функций.

Студенистая соединительная ткань пупочного канатика обладает рядом особенностей, из которых особого внимания заслуживает сравнительно большое количество тучных клеток и обилие кислых мукополисахаридов, в частности гиалуроновой кислоты. Материалы, относящиеся к тучным клеткам канатика, предпочтительнее использовать в курсе общей гистологии при чтении лекции о соединительной ткани; в данной лекции можно ограничиться напоминанием факта значительного количества тучных клеток в строме канатика. Гораздо больше внимания следует уделить аморфному веществу стромы.

Огромное скопление кислых мукополисахаридов создает тургор ткани, который предупреждает деформацию канатика при различных механических воздействиях. Вполне уместно привести здесь некоторые примеры обычных ситуаций (их можно почерпнуть в любом учебном руководстве по акушерству), когда канатик подвергается сжатию и тем не менее нарушений кровообращения не происходит.

Совершенно необходимо сказать несколько слов о студенистой соединительной ткани как биологическом защитном барьере. Нет необходимости возвращаться к устаревшим представлениям о так называемом внесосудистом русле циркуляции жидкости в пупоч-

ном канатике. Но факты проникновения в соединительную ткань канатика некоторых микроорганизмов со стороны плаценты известны, как известно и утолщение пуповины за счет усиленного накопления кислых мукополисахаридов при тяжелых инфекционных поражениях матери и нарушении защитной функции хориона. Возможно некоторый интерес представляет на примере упомянутой особенности студенистой ткани обсудить вопрос о распространенности тургорного принципа на различных уровнях (клетка, ткань) в животном (пузырчатые опорные ткани, хорда, студенистая ткань) и растительном мире.

Питание студенистой ткани совершается за счет диффузии из крупных сосудов, собственной капиллярной сети пупочный канатик человека не имеет. Можно упомянуть о том, что со стороны плода в канатик проникают на несколько сантиметров нервные волокна, но у человека они никогда не достигают плаценты.

Заключительную часть лекции следует посвятить вопросам регуляции материнско-плодовых взаимоотношений. Упомянув о единстве системы мать — плацента — плод, необходимо показать слушателям, что внезародышевые органы находятся под контролем нейрогормональной системы матери, а с определенного времени и нервной системы развивающегося эмбриона.

СОДЕРЖАНИЕ

Общие рекомендации 5

Вводная лекция 16

Общая гистология 25

Введение в учение о тканях 25

Мышечные ткани 35

Частная гистология 42

Вступительные замечания к курсу микроскопической анатомии 42

Печень 50

Органы чувств 59

Внезародышевые органы 71

Субботин Михаил Яковлевич

Логическая структура лекций по гистологии

Редактор *В. М. Субботин*
Художник *Т. А. Сафонова*
Технический редактор *Н. И. Пóносова*

Новосибирск, тип. «Советская Сибирь». 1975 г. Заказ 2730.
Тираж 1000. Объем 5,5 печ. л. Цена 1 руб.